

ZEITSCHRIFT

FÜR

MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
LEIPZIG ROSTOCK

30. BAND, 3. HEFT

MIT 61 TEXTABBILDUNGEN (114 EINZELBILDERN)

(ABGESCHLOSSEN AM 22. AUGUST 1935)



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1935

Preis RM 24.60

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos, in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 60.— für eine Arbeit.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 40 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum gleichen Preise berechnet werden, den die Arbeit im Heft kostet, da die umfangreiche Versendung von Sonderdrucken den Absatz der Zeitschrift schädigt. Dissertationsexemplare werden von der Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht geliefert.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeleistet werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeleistet werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an
Professor Dr. P. Buchner, Leipzig, Zoologisches Institut der Univ., Talstr. 33
oder an

Professor Dr. F. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nr. B 1, Kurfürst 8111. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin.
Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C.

30. Band

Inhaltsverzeichnis.

3. Heft
Seite

BLAUSTEIN, WERNER, Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte <i>Ephestia kühniella</i> Zeller. Mit 15 Textabbildungen (68 Einzelbildern)	333
PETERS, HANS, Über den Einfluß des Salzgehaltes im Außenmedium auf den Bau und die Funktion der Exkretionsorgane dekapoder Crustaceen (nach Untersuchungen an <i>Potamobius fluviatilis</i> und <i>Homarus vulgaris</i>). Mit 18 Textabbildungen	355
PAPPENHEIM, ERICH, Über Herzgewichte und Blutviskosität bei einheimischen Amphibien. Mit 1 Textabbildung	382
WEYRAUCH, WOLFGANG, Wie entsteht ein Wespennest? 1. Teil. Beobachtungen und Versuche über den Papierbereitungsinstitut bei <i>Vespa</i> , <i>Dolichovespula</i> und <i>Macrovespa</i> . Mit 1 Textabbildung (3 Einzelbildern)	401
UVAROV, B. P., The myth of semiaquatic phasmids. With 2 figures in the text	432
WEIL, ERNST, Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Darmkanal einiger Apiden und Vespiden. Mit 24 Textabbildungen	438

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen.)

HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE METAMORPHOSE DER MEHLMOTTE *EPHESTIA KÜHNIELLA* ZELLER¹.

Von

WERNER BLAUSTEIN.

Mit 15 Textabbildungen (68 Einzelbildern).

(Eingegangen am 9. April 1935.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung, Material und Technik	333
II. Die Hämolymphe und die Lymphocyten	334
Die verschiedenen Lymphocytenformen	335
III. Der Fettkörper	335
IV. Die Muskulatur	337
a) Histolyse eines Thoraxquermuskels	338
b) Histogenese eines indirekten Thoraxflugmuskels	340
c) Histogenese der Sehnenbildung an einem direkten Thoraxflugmuskel	342
V. Der Darmtraktus	345
a) Die Veränderungen am Vorderdarm	347
b) Die Veränderungen am Mitteldarm	350
VI. Die Phagocytose von Kernabbauprodukten	351
Zusammenfassung	353
Literaturverzeichnis	354

I. Einleitung, Material und Technik.

Die erste Arbeit, die eine größere Bedeutung für das Problem der Insektenmetamorphose gewann, ist A. WEISMANNs Werk: Über die nachembryonale Entwicklung der Musciden (1864). Frühere Arbeiten hatten noch erhebliche technische Mängel. Gleichzeitig und etwas später beschäftigten sich Forscher wie KOROTNEFF, KOWALEWSKI und ANGLAS mit der Metamorphose. Ihre Hauptuntersuchungen galten indes Teilgebieten. Große Fortschritte in der Metamorphoseforschung brachten die Arbeiten von DEGENER, BERLESE und besonders CH. PÉREZ² und seiner Schule. PÉREZ untersuchte fast die gesamten histolytisch-histogenetischen Vorgänge bei Dipteren und Hymenopteren (Vespiden und Formiciden); HUFNAGEL (1918) untersuchte einen Schmetterling, *Hyponomeuta padella* L. Diese Art steht im System bei den Tineiden, nicht weit entfernt von den Pyraliden, zu denen *Ephestia* gehört.

Im Göttinger Institut dient die Mehlmotte *Ephestia kühniella* ZELLER als Objekt für ausgedehnte entwicklungsphysiologisch-genetische Arbeiten.

¹ Als Dissertation angenommen von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen.

² Literatur s. ebenda.

Wie andere morphologische Arbeiten, ist diese als Grundlage für die experimentelle Bearbeitung des Objektes gedacht.

Die Zuchten entwickelten sich im Thermostaten bei 18°. An den einzelnen Raupenstadien wurde der Zustand der Organe vor der Histolyse festgestellt; dann wurden Vorpuppenstadien von der Einstellung der Nahrungsaufnahme an bis zur völlig immobilisierten Puppe untersucht. Das Puppenalter wurde durch Herauslesen der eingesponnenen Raupen festgestellt. Die in flache Schalen ausgelesenen Vorpuppen wurden alle 6 Stunden kontrolliert, die jungen Puppen herausgelesen und in kleinen Petrischalen bis zur Fixierung wieder in den 18°-Thermostaten gebracht. (Näheres über Zucht usw. bei KÜHN und HENKE 1929.)

Das BOUIN-Alleensche Fixierungsgemisch gab die besten Ergebnisse. Es war nötig, lückenlose Serienschritte durch die ganzen Tiere herzustellen. Daher war es nicht möglich, die Puppen vor der Fixierung anzuschneiden oder Teile abzutrennen, um dem Fixiergemisch leichteren Zutritt zu verschaffen. Evakuieren mit der Wasserstrahlpumpe unter einer Glasglocke erleichterte das Fixieren und später das Einbringen der Objekte in die Alkoholreihe. Vom absoluten Alkohol kamen die Objekte in Methylbenzoat-Celloidin (Grübler, Leipzig) unter dem Exsikkator (Calciumchlorid) und über Benzol in Paraffin vom Schmelzpunkt 58–60°. Die Schnitte von 7–10 μ ließen sich dann gut auch durch die Chitindecke legen. Meist wurde die HEIDENHAIN-Eisenhämatoxylinfärbung ohne Gegenfärbung angewandt. Die DELAFIELDSche Hämatoxylin- und die CARAZZISCHE Glykämalaunfärbung mit Eosin in Wasser gelöst, war für Übersichtsbilder geeignet. Zum Nachweis von Thymonukleinsäure und damit von Kernsubstanz diente die FEULGENSCHE Reaktion als mikrochemischer Test. Die Reaktion wurde nach dem Originalrezept von FEULGEN mit Modifizierung der Hydrolysedauer nach H. BAUER ausgeführt.

II. Die Hämolymphe und die Lymphocyten.

Die Hämolymphe ist eine granulöse, schwach lichtbrechende Flüssigkeit, die die ganze Leibeshöhle anfüllt und die einzelnen Organe und Gewebe umspült. Konsistenz und Färbbarkeit der Hämolymphe bleiben während des ganzen Entwicklungsverlaufes gleich. Lymphocyten sieht man allenthalben in der Hämolymphe. Diese großen Blutzellen sind schon seit WEISMANN gut bekannt; sie liegen an Muskeln, Darm, Hypodermis, zwischen den Fettkörpern oder schwimmen frei in den Hohlräumen. Vor und während der Metamorphose kommen verschiedene Typen von Lymphocyten nebeneinander vor. Es ist versucht worden, diese als verschiedene Entwicklungsstadien zu betrachten. Ein Beweis für diese Auffassung hat sich jedoch nicht erbringen lassen, zumal der Entstehungsort nicht bekannt ist.

Unter den *Lymphocyten* sind bei der Mehlmotte 3 Typen zu unterscheiden.

1. Gruppe (Abb. 1a, b). Die Zellen haben eine kugelige bis schwach ovale Form; ihr Kern ist im Verhältnis zur Plasmamenge groß; er wird nur von einem schmalen Plasmasaum umgeben. Im gefärbten Präparat erscheint das Chromatin in zahlreiche kleine Klumpen geballt. Gelegentlich ist ein diese verbindendes, sehr feines Netz zu beobachten. Manche dieser Zellen zeigen kleine Vakuolen im granulösen Plasma.

2. Gruppe (Abb. 1c—i). Die Zellen sind größer als die der vorherigen Gruppe. Sie scheinen im Leben in lebhafter Bewegung zu sein, wie aus ihren im fixierten Zustand erhaltenen pseudopodienähnlichen Fortsätzen geschlossen werden kann. Es werden mitotische Kernteilungen und zweikernige Zellen angetroffen.

3. Gruppe (Abb. 1k—m). Sie umfaßt Zellen von wechselnder Größe mit kleinen Kernen. Diese sind nicht nur im Verhältnis zur Plasmamenge, sondern auch absolut viel kleiner als bei den Lymphocyten der ersten und zweiten Gruppe. Die Lymphocyten der dritten Gruppe sind immer mehr oder minder rundlich, solange sie freiliegen. Werden sie an den Geweben

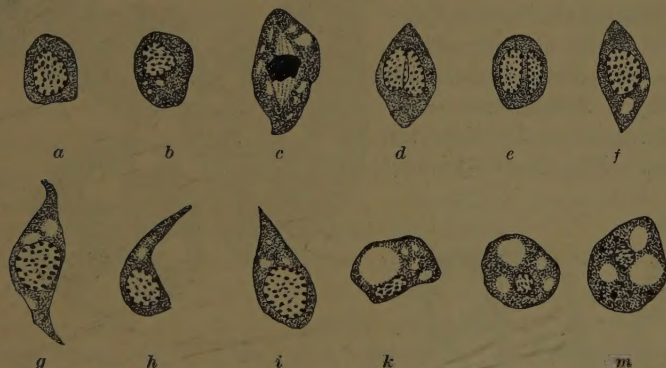


Abb. 1. Verschiedene Lymphocytenarten. a, b Lymphocyten der ersten Gruppe. c—i Lymphocyten der zweiten Gruppe. k—m Lymphocyten der dritten Gruppe. Vergrößerung 2500mal.

angetroffen, so zeigen sie amöboide Formen. Das Plasma enthält kleine bis sehr große Vakuolen und andere Einschlüsse (Abb. 1m). Diese Zellen sind *Phagocyten*.

Das Zahlenverhältnis, in dem diese drei Typen gleichzeitig vorkommen, ändert sich während der Entwicklung. Zur Vorpuppenzeit und in den ersten Zeiten der Puppenentwicklung herrschen die Zellen der zweiten und dritten Gruppe vor, während die Blutzellen der ersten Gruppe häufiger in den Raupenstadien anzutreffen sind. Die Gesamtzahl der Lymphocyten nimmt im Verlauf der Puppenzeit ab. Bei der Imago endlich kommen nur noch wenige Lymphocyten der dritten oder seltener der zweiten Gruppe vor. Aus dem verschiedenen Vorkommen der drei Zellgruppen kann man vielleicht schließen, daß die erste, in der Raupe vorherrschende Gruppe, aus jungen Zellen besteht. Die zweite Gruppe leitet zu den Lymphocyten der dritten Gruppe über, die allein aktiv in den Metamorphoseverlauf als *Phagocyten* eingreifen.

III. Der Fettkörper.

In der jungen Mehlmottenraupe bilden die Fettzellen des äußeren und inneren Fettkörpers bis zum dritten Raupenstadium zahlreiche

mehr oder minder große Stränge, die aus hintereinanderliegenden Einzelzellen bestehen (Abb. 2a). In das Plasma sind Fettvakuolen eingelagert. Die Stränge füllen nicht den ganzen Körperhohlraum aus. Sie sind vielmehr allseits von Hämolymphe umspült. Mit dem Wachstum der Raupe werden sie größer, nehmen immer mehr Raum zwischen den Organen ein und legen sich diesen mehr oder minder eng an.

Im dritten und dann weiter im vierten Raupenstadium tritt eine Umbildung am inneren Fettkörper ein. Die Stränge gehen in ein solides Fettgewebe über (Abb. 2b). Zellgrenzen sind zunächst noch undeutlich zu erkennen. Die Fettvakuolen

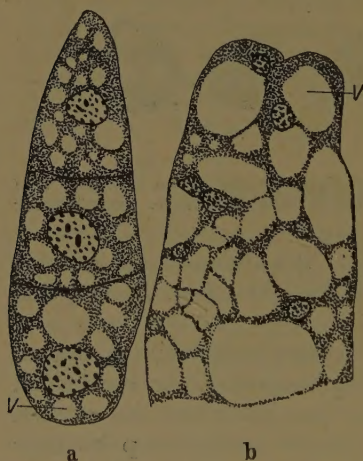


Abb. 2. a Fettkörperzellen der jungen Larve; Strangbildung (3. Raupenstadium). b Fettkörperzellen im 4. Raupenstadium. Syncytiale Anordnung der Fettzellen. V Vakuolen. Vergrößerung 1500mal.

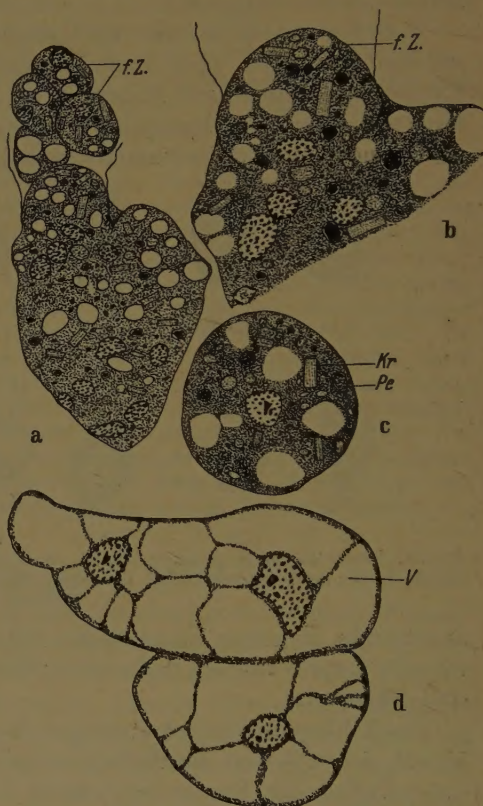


Abb. 3. a und b Herausdifferenzieren freier Fettzellen aus der syncytialen Masse (Puppe von 0 Stunden). c Freie Fettzelle in der Puppe. d Fettzellen in der Imago. f.Z. Freie Fettzellen. Kr. Kristallartige Einschlüsse. Pe Plasmaeinlagerungen. V Vakuolen. a 920mal, b, c, d Vergrößerung 1500mal.

vermehrten und vergrößern sich stark. Die Zellkerne werden kleiner. Es hat den Anschein als bilden die Fettzellen später ein Syncytium, da Zellgrenzen vermisst werden. Der äußere Fettkörper folgt dieser Umbildung im vierten Raupenstadium nach. Die beiden Fettkörperteile unterscheiden sich also bei der Larve durch ihre Entwicklungsgeschwindigkeit. In der Vorpuppe füllt der äußere Fettkörper allen Raum zwischen der Hypodermis und den thorakalen und abdominalen

Längsmuskeln aus. Der innere Fettkörperteil liegt zwischen diesen und dem Darm.

Eine starke Auflockerung der Fettmasse vollzieht sich, zeitlich verschieden nach den Organen, entweder mit Beginn der Histolyse oder der beginnenden Histogenese der Imaginalorgane. Dieser Prozeß beginnt, wie die Umbauprozesse überhaupt (vgl. KÖHLER), in der Kopf- und Brustregion. Damit geht ein Umbau der Struktur des Fettkörpers Hand in Hand (Abb. 3a, b). Zuerst vereinzelt, später über den ganzen Fettkörper des Thorax verteilt, treten kleine längliche Kristalle auf. Außerdem bilden sich verschieden gestaltete, kugelförmige und ovale, mehr oder minder schollige Einschlüsse, die mit Hämatoxylin stark färbbar sind und sich bei FEULGEN's Nuclealreaktion nicht färben. Diese Umwandlungen beginnen mit dem Einstellen der Nahrungsaufnahme der Raupe und erstrecken sich über das ganze Vorpuppenstadium. Kurz vor der Verpuppung lösen sich einzelne freie Fettzellen von der syncytial erscheinenden Masse ab (Abb. 3a—c). Sie sind erheblich umfangreicher als die Fettzellen der Raupenstadien. Allmählich verwandelt sich der ganze Fettkörper des Thorax in solche Einzelzellen.

Im Laufe der Puppenentwicklung, in dem Maße, wie die Imaginalorgane sich bilden und heranwachsen, nimmt die Anzahl der freien Fettzellen immer mehr ab. In der Imago trifft man sie nur noch vereinzelt an. Nach PÉREZ (1911) finden sich zwei Arten der Rückbildung. Trotz darauf verwandter Mühe war eine Klärung an unserem Material nicht möglich. In der Imago liegen vereinzelt hier und da noch Einzelzellen im Thorax, während im Abdomen mehrere zusammenliegende Zellen häufig anzutreffen sind. Diese Zellen haben in der Vorpuppe den syncytialen Verband überhaupt nicht verlassen. Sie haben eine andere Struktur (Abb. 3d), ähnlich den jungen Fettzellen: große Fettvakuolen füllen die Zellen fast ganz aus.

IV. Die Muskulatur.

Die Muskeln waren in vielen Arbeiten über die Insektenmetamorphose am eingehendsten behandelt. (Literatur s. PÉREZ 1910/11; HUFNAGEL 1918; KREMER 1926; SCHMIDT 1929 und MUNSCHIED 1933.)

Die Muskulatur der Imago wird auf verschiedenen Wegen gebildet. Eine *erste Gruppe* von Muskeln wird unverändert aus der Larve übernommen, so Teile der Abdominalmuskulatur bei den Lepidopteren. Die Schmetterlingspuppe kann vielfach während ihrer ganzen Puppenruhezeit das Abdomen frei bewegen, die Muskulatur behält ihre volle Funktionsfähigkeit bei. Bei einer *zweiten Gruppe* von Muskeln findet ein Umbau gewisser Strukturen statt, ohne daß der betreffende Muskel in seiner Gesamtheit eine Veränderung erfährt. Daneben kann man beim gleichen Muskel durch Anlagerung von Myoblasten eine Verstärkung oder durch teilweisen Abbau eine Verkleinerung verfolgen: *Transforma-*

tionsmuskeln (z. B. Muskeln der Mundwerkzeuge). Dieser Typ leitet über zu den Fällen, in denen die *Larvenmuskulatur* völlig abgebaut wird. Andererseits sehen wir im Verlauf der Metamorphose *Imaginalmuskeln* neu entstehen, ohne daß diese schon Vorläufer gehabt hätten.

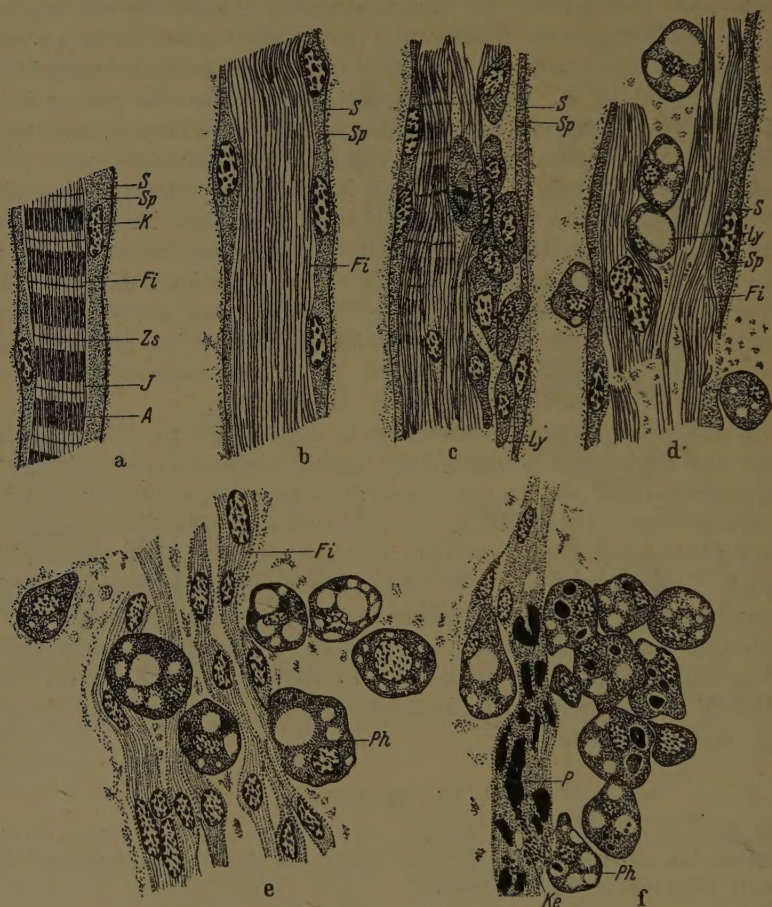


Abb. 4. Histolyse eines Thoraxquermuskels. *a* Intakter Muskel (4. Raupenstadium). *b* Verschwinden der Querstreifung (Puppe von 0 Stunde). *c* derselbe Muskel an einer anderen Stelle. Letzte Reste der Querstreifung; Eindringen von Lymphocyten. *d* Puppe von 36 Stunden. Histolyse des Sarkolemm. *e* Vollzogene Histolyse des Sarkolemm. Degeneration der Fibrillen, Phagocyten, (Puppe von 54 Stunden). *f* Höhepunkt der Phagocytose, Kernzerfall (Puppe von 78 Stunden). *S* Sarkolemm, *Sp* Sarkoplasma, *K* Kern, *Fi* Fibrillen, *Zs* Zwischenseibe, *I* isotrope und *A* anisotrope Schichten, *Ly* Lymphocyten, *Ke* Kernzerfall, *P* Pyknosekern, *Ph* Phagocyten. Vergrößerung 1500mal.

a) Histolyse eines Thoraxquermuskels.

Die Rückbildung eines Muskels der Mehlmotenraupe im zweiten Thoraxsegment, der zur Ausstülpung der Flügelimaginalscheiben dient (Muskel A_1-E_1 nach KÖHLERS Schema der Flügelimaginalscheibenaus-

stülpung) beginnt nach Abschluß der Raupenperiode. Bis dahin bedeckt das Sarkolemm eine dünnere Sarkoplasmaschicht mit den Muskelkernen (Abb. 4a). Sie umschließen die Fibrillenbündel, an denen man klar die einzelnen Myokommata mit den isotropen und anisotropen Schichten und der Zwischenscheibe erkennen kann. Die Kerne enthalten mehrere Nukleoli. Von Beginn der Vorpuppenzeit an beginnen sich Degenerationserscheinungen am Muskel bemerkbar zu machen. Die Querstreifung wird von diesem Abbau zuerst getroffen. Lymphozyten wandern durch das Sarkolemm zwischen die Fibrillenbündel, die dadurch den Zusammenhang verlieren und stückweise auseinanderweichen (Abb. 4c). Gleichzeitig mit diesen Prozessen verschwindet auch die Querstreifung. Es ist bemerkenswert, daß an manchen Partien des Muskels noch nach dem Eindringen der Lymphozyten isotrope und anisotrope Schichten deutlich erkennbar oder gerade im Verschwinden begriffen sind, während an anderen Stellen desselben Muskels bei noch unversehrtem Sarkolemm die Querstreifung schwinden kann (Abb. 4b, c). Auch das Sarkolemm wird jetzt angegriffen (Abb. 4d). Am ersten und zweiten Tag der Puppe schieben sich die Lymphozyten in vermehrtem Maße an den Muskel und dringen in und zwischen die Bündel ein. Das geht soweit, daß bald das Sarkolemm allerseits zerrissen wird und gegen Ende des zweiten Tages aufgelöst ist. Ob hier die Lymphozyten schon eine phagozytierende Tätigkeit entfalten, ist zweifelhaft. Die eindringenden Lymphozyten drängen auch die einzelnen Fibrillenbündel auseinander (Abb. 4e), diese nehmen durch die dabei gebildeten Zwischenräume viel mehr Platz ein als der unversehrte Muskel. Die Fibrillen selbst verlieren ihre Färbbarkeit, lassen sich aber bei ganz schwacher Färbung noch sichtbar machen. Vom Ende des dritten Puppentages an beginnen die Kerne, die bisher fast unverändert geblieben waren, in großer Anzahl zu degenerieren. Die meisten Kerne schrumpfen zu unregelmäßig gestalteten, stark färbbaren Klumpen zusammen. Hier und da zerfließen sie und die Membran verschwindet. Lymphozyten der dritten Gruppe (s. S. 335) legen sich mit stumpfen Pseudopodien (Abb. 4f) an das Gewebe und zwischen die zerstörten Fibrillenbündel. Im Innern der Blutzellen treten phagozytierte dunkle Partikel auf, die von den degenerierten Kernen herrühren (s. oben). Mit dem Ende des vierten Puppentages ist die Histolyse dieses Muskels beendet. Nur eine größere Anzahl beladener Phagozyten findet sich noch an der Stelle, an der der Larvalmuskel gelegen hatte.

Die Abbauprozesse spielen sich nicht bei allen Muskeln gleichzeitig ab. Doch dürften in den ersten 140 Stunden bei den meisten die histolytischen Vorgänge abgelaufen sein.

Da die Querstreifung auch zu einem Zeitpunkt verschwinden kann, wo keine Phagozyten in der Nähe des Muskels angekommen sind, braucht ihr Verschwinden nicht auf einem unmittelbaren Eingreifen der Phagozyten zu beruhen. Durch welchen Vorgang das Verschwinden der Quer-

streifung ausgelöst wird, läßt sich nicht entscheiden. Möglich scheint aber, daß Phagozyten, vielleicht durch histolytische Fermente, die Histolyse des Sarkoplasmas und Sarkolemm einleiten oder unterstützen (Abb. 4d unten rechts).

b) Histogenese eines indirekten Thoraxflugmuskels.

Die Histogenese eines der beiden großen, intersegmentalen Dorsoventralmuskeln vom 2. zum 3. Thoraxsegment beginnt in der Vorpuppe. Zwischen die Zellen des Fettkörpers haben sich, entsprechend dem späteren



Abb. 5. *a* Myoblasten in der Vorpuppe. *b* Auswachsen der Myoblasten zu Syncytien (Puppe von 66 Stunden). Querschnitt. *c* Plasmadifferenzierung in zwei Teile (Puppe von 102 Stunden) Querschnitt. *Mbl* Myoblasten, *Ly* Lymphocyten, *Ri* Rindenschicht. Vergrößerung 1500mal.

Verlauf des Muskels, sehr kleine embryonale Zellen gelegt: die Myoblasten (Abb. 5a). Einige dieser Zellen besitzen einen kleinen runden Plasmakörper; andere sind größer und vielfach spindelförmig. Durch mitotische Teilung der einzelnen Myoblastenkerne bilden sich, da keine Durchschnürung des Plasmakörpers erfolgt, in den ersten Tagen nach der Verpuppung Syncytien aus (Abb. 5b). Diese Vorgänge kommen gegen Ende des dritten Tages der Puppe zu einem gewissen Abschluß. Von jetzt an werden die Mitosen seltener. Inzwischen sind die Syncytien stark herangewachsen. Sie treten durch Verschmelzung miteinander in Verbindung und bilden lange Stränge, die sich eng aneinander lagern (Abb. 7a). (Über das Ansetzen der neugebildeten Muskeln an ihrer Anhaftungsstelle s. S. 343.) Dieser Vorgang spielt sich vom 2.—5. Puppentage ab. Bei ungefähr 90 Stunden lagen die Kerne zerstreut im Plasma, das verhältnismäßig stark färbbar und dicht war. Nun setzen die eigentlichen

histologischen Differenzierungsprozesse ein, die aus den Syncytiensträngen erst die einzelnen Muskelbündel schaffen. Zuerst vereinzelt, später in den ganzen Strängen, wandern die Kerne nach der Peripherie zu und ordnen sich dort am Rande um den einzelnen Syncytiumstrang an (Abb. 5c). Hand in Hand damit geht am 5. Puppentag eine Aufhellung des Plasma im Innern der Stränge, die von der Mitte beginnend, zum Rande fortschreitet, bis sie die Kernzone erreicht. In den nächsten zwei Tagen, der Zeit von 120—168 Stunden Puppenalter, erhalten die Syncytienstränge ihre endgültige Form (Abb. 7b). Zu dieser Zeit erfolgt

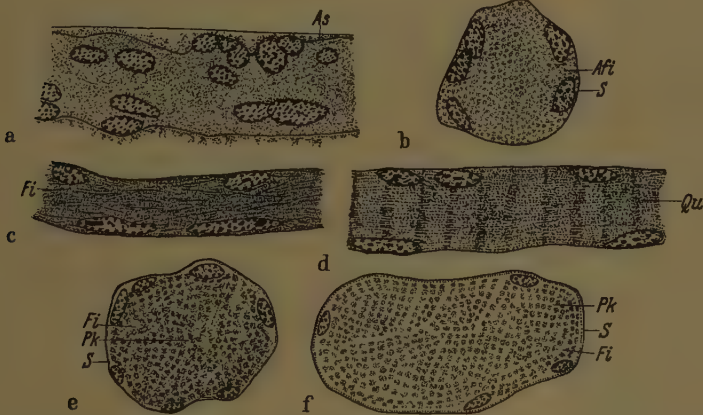


Abb. 6. *a* Anlage des Sarkolemm (Puppe von 144 Stunden) Längsschnitt. *b* erste Anlage der Fibrillenbündel (Puppe von 194 Stunden), Querschnitt. *c* Dasselbe im Längsschnitt (Puppe von 230 Stunden). *d* Auftreten der Querstreifung (Puppe von 312 Stunden). *e* Fibrillenbündel und Plasmakanäle (Puppe von 325 Stunden) Querschnitt. *f* Imaginalmuskeln Querschnitt. *As* Anlage des Sarkolemm. *Afi* Anlage des Fibrillenbündels. *S* Sarkolemm, *Fi* Fibrillenbündel, *Qu* Querstreifung, *Pk* Plasmakanäle. Vergrößerung 1500mal.

auch die Ausbildung des Sarkolemm (Abb. 6a). Mit dessen Auftreten verschwinden die Reste der dunklen Plasmazone um die Kerne und eine Orientierung der Kerne in der Muskellängsrichtung setzt ein. Damit ist eine Streckung der Kerne verbunden, sie erhalten Spindelform.

Die Herausbildung der Muskelfibrillen nimmt verhältnismäßig viel Zeit in Anspruch. Das Myoplasma der Muskelbündel ist mit der Aufhellung feinkörnig geworden. Vom 8. Puppentage an tauchen hier und da in der einheitlichen Masse des Myoplasmas feine Verdichtungen auf (Abb. 6b). Es sind die ersten Anlagen der Myofibrillen. Gegen Ende des 9. Puppentages ist die Sonderung der Fibrillenbündel deutlich im Längsschnitt zu sehen (Abb. 6c). Zunächst zeigen sie sich an manchen Stellen dichter, an anderen weniger dicht, doch mit fortschreitendem Puppenalter füllen sich die ganzen Muskelbündel mit diesen feinen Bündeln aus, die nun eng nebeneinander liegen. Am Rande hat sich noch ein dünner Sarkoplasmasaum, der die Kerne enthält, erhalten (Abb. 6e). Mit dem 12. Tage der Puppenruhe hat diese Entwicklung ihren Abschluß gefunden.

Die Querstreifung taucht gegen Ende des 13. Tages auf und zeigt sich sofort auf der ganzen Länge des Muskels. Sie scheint sehr rasch ausgebildet zu werden; denn fast gleichaltrige Puppen sind sehr verschieden weit in der Querstreifung und Übergangsstadien sind selten (Abb. 6d). Nach dem untersuchten Material, 10 Puppen, fixiert in einem Puppenalter von 300—324 Stunden, ist zu schließen, daß die *Querstreifung förmlich schlagartig einsetzt*. Zudem tritt sie für *alle* zu ganz *verschiedenen* Zeiten gebildeten Muskeln des Thorax um diese Zeit auf.

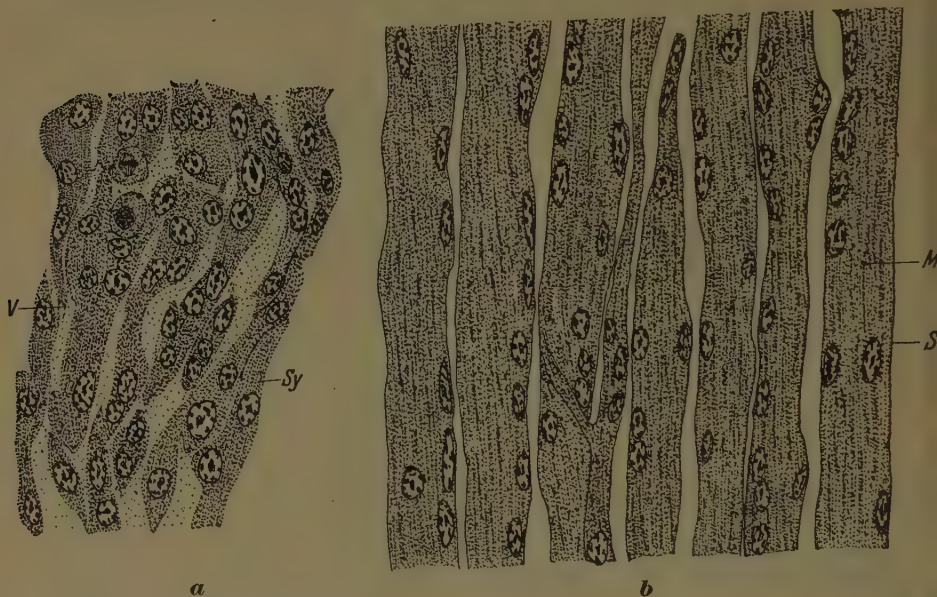


Abb. 7. *a* Verschmelzen der Syncytien zu Strängen (Puppe von 96 Stunden) Längsschnitt. *b* Herausbildung der Muskelbündel und des Sarkolemm (Puppe von 230 Stunden) Längsschnitt. *Sy* Syncytium, *V* Verschmelzstelle zweier Syncytien, *Mb* Muskelbündel, *S* Sarkolemm. Vergrößerung 750mal.

Das Sarkoplasma wird in der weiteren Entwicklung immer schwächer lichtbrechend und findet sich außer am Rande, noch in den schmalen Spalten, die zwischen den Fibrillenbündeln übrig bleiben. Im Querschnitt zeigt diese Differenzierung das Bild der COHNHEIMSchen Felderung (Abb. 6f).

c) Histogenese der Sehnenbildung an einem direkten Thoraxflugmuskel.

Die meisten Muskeln der Insekten setzen in ihren zwei Ansatzstellen an der Chitindecke unter Vermittlung besonderer Hypodermisdifferenzierungen an. Als Beispiel bei der Mehlmotte diene ein direkter Flugmuskel. Er entsteht in der Puppe aus Myoblasten neu und entwickelt sich im Gegensatz zu den indirekten Flugmuskeln sehr spät. Dieser Muskel

sitzt mit seinem einen Ende der dorsalen Flügelbasis an (Abb. 8), sein anderes Ende inseriert an der lateralen Hypodermis. An der Flügelbasis münden die beiden vom lateralen Haupttracheenstamm abführenden Flügeltracheen in den Flügelhohlraum ein (vgl. KÖHLER). An dieser Stelle verankert sich der Muskel an langen sehnigen Tonofibrillen. An der lateralen Hypodermis inseriert der Muskel direkt.

Erst am 5. Puppentage fangen an der zukünftigen Insertionsstelle des Muskels an der Flügelbasis Zellen der Hypodermis, die vorher in einer Reihe nebeneinander gelegen waren, an, von der Hypodermis nach dem Körperinnern zu wachsen (Abb. 9a). Sie senden Plasmafortsätze aus, denen die Zellkerne folgen. Um diese Zeit haben sich auch Myoblastensyncytien an die Hypodermis angelegt. Diese treten mit den auswachsenden Plasmafortsätzen in Verbindung. Die Zellen der Hypodermis wachsen in den nächsten drei Tagen der Puppenzeit immer weiter muskelwärts derart, daß die inneren Zellen schneller, die äußeren langsamer folgen und ihre Kerne mitführen (Abb. 9b). Diese ordnen sich glockenförmig so an, daß der Mund der Glocke gegen die Hypodermis gerichtet ist. In

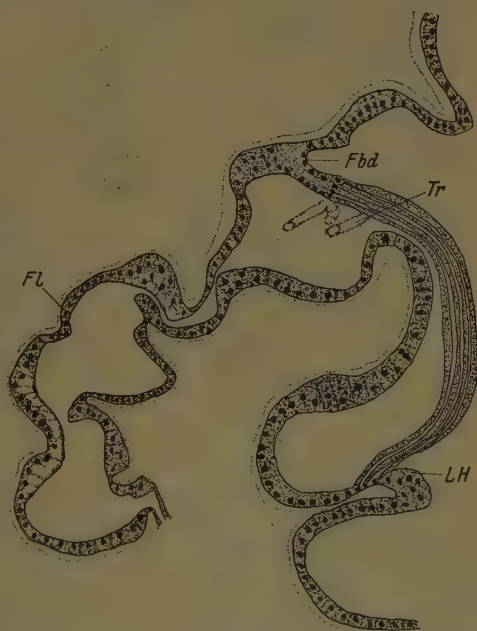


Abb. 8. Schema des Muskelansatzes am Flügel. *Fbd* dorsale Flügelbasis, *Fl* Flügelanlage, *LH* laterale Hypodermis, *Tr* Tracheenstämme. Vergrößerung 300mal.

den faserförmig gewordenen Hypodermiszellen differenzieren sich jetzt Tonofibrillen, die bis an die Cuticula verlaufen (Abb. 9b). Die dem Muskelansatz dienenden Hypodermiszellen verlängern sich nach dem Körperinnern zu weiter. Das Ende des Muskels liegt zu Beginn der Bildung der Tonofibrillen näher der Hypodermis als später. Inzwischen hat der Muskel sein Sarkolemm ausgebildet. Am Übergang der Tonofibrillen zum Muskel sammeln sich Lymphocyten an (Abb. 9b). Häufig legen sie sich ringförmig um die Ansatzstelle. Zuerst sind Zellgrenzen in der Hypodermis nicht zu unterscheiden. In der Zeit vom 8.—11. Puppentage legen sich die Tonofibrillen der einzelnen Zellen zu Strängen zusammen, an deren dem Körperinnern zugekehrten Enden die Kerne sich schieben (Abb. 9c). Im Muskel differenzieren sich in diesem Zeitabschnitt die Fibrillenbündel heraus. Der Muskel setzt jetzt direkt

unterhalb der Tonofibrillenkerne an. Abgesehen davon, daß noch die Querstreifung auftritt, gleicht dies Bild dem, wie es die Imago zeigt.

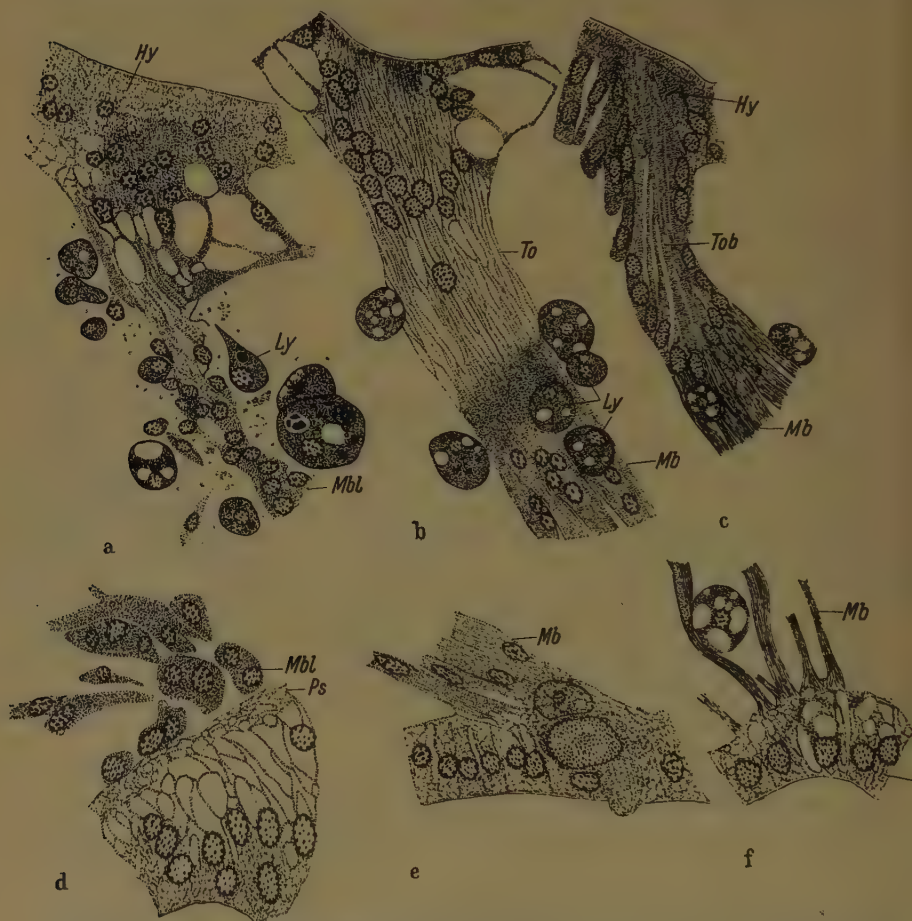


Abb. 9. Muskelansatz an der Flügelbasis (Tonofibrillenbildung). *a* Beginn des Hypodermiswachstums, Myoblastensyncytien (Puppe von 102 Stunden). *b* Auswachsen der Tonofibrillen, Kernwanderung (Puppe von 194 Stunden). *c* Fertige Tonofibrillenbündel, Endlage der Kerne (Puppe von 268 Stunden). Muskelansatz an der Hypodermis. *d* Myoblasten bei einer Puppe von 87 Stunden. *e* Ansatz der Muskelbündel an die Hypodermis (Puppe von 194 Stunden). *f* Fertiger Ansatz der Muskelbündel an der Hypodermis, Plasmastränge in der Hypodermis (Puppe von 268 Stunden). *Mbl* Myoblasten, *Ly* Lymphocyten, *To* Tonofibrillen, *Tob* Tonofibrillenbündel, *Hy* Hypodermis, *Mb* Muskelbündel, *Ps* Plasmastränge. Vergrößerung $1500 \times \frac{1}{3}$.

An der lateralen Ansatzstelle des Muskels bilden die Hypodermiszellen dünne Plasmastränge aus, die in einem feinen Wabensaum distalwärts enden (Abb. 9*d*). Die Kerne liegen verstreut im äußeren Teil der Hypodermis, deren Plasma kleine Vakuolen enthält. Zellgrenzen sind nicht

zu unterscheiden. In der Nähe des Plasmasaumes legen sich am 5. Puppentage (wie an der Flügelbasis) Myloblasten an (Abb. 9d), die zu Syncytien auswachsen und im übrigen den schon geschilderten Entwicklungsgang zum Muskel durchmachen. Bis zum 8. Tag der Puppenzeit treten die Muskelanlagen mit der Hypodermis in Verbindung. Das Plasma der

Hypodermis verdichtet sich in der Zeit und die einzelnen Zellen grenzen sich von jetzt ab deutlich voneinander (Abb. 9e). An der Ansatzstelle des Muskels bilden sich kleine Waben aus. Im letzten Zeitabschnitt der Muskelfibrillenbildung, vom 8. bis 11. Tage, differenzieren sich in den Hypodermiszellen durchgehende Stränge heraus (Abb. 9f), die sich von

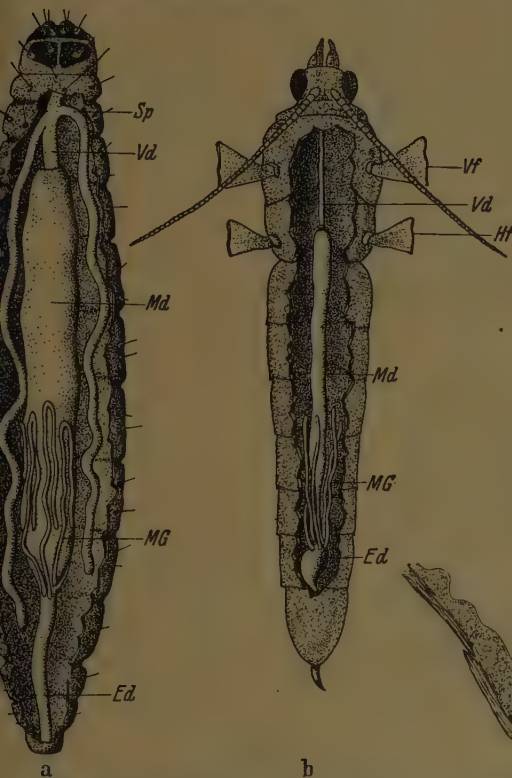


Abb. 10. Darmtraktus von *a* Raupe und *b* Imago. *Sp* Spinndrüsen, *Vd* Vorderdarm, *Md* Mitteldarm, *MG* Malpighische Gefäße, *Ed* Enddarm, *Vf* Vorderflügel, *Hf* Hinterflügel (Dorsalseite ist freipräpariert).

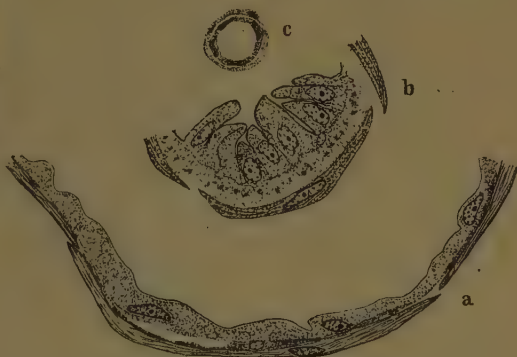


Abb. 11. Größenverhältnisse des Vorderdarms. *a* Im letzten Raupenstadium, *b* bei der Vorpuppe, *c* nach der Histogenese. Vergrößerung 400mal.

den kleinen Waben an der Ansatzstelle bis zum proximalen Rande der Hypodermis fortsetzen und diese durchziehen. Bemerkenswert ist, daß die Hypodermisdifferenzierungen an beiden Enden des Muskels ungefähr gleichzeitig vollzogen sind.

V. Der Darmtraktus.

Der Vorderdarm der *Ephestia*-Larve ist durch zwei lange bis weit ins Abdomen sich erstreckende Spinndrüsen ausgezeichnet (Abb. 10a). Er mündet mit der ringförmigen Valvula cardiaca, die in den Mitteldarm

vorgeschoben ist, in diesen ein. An der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm liegen sechs MALPIGHISCHE Gefäße.

Die Imago nimmt keinerlei Nahrung auf. Ihr Vorderdarm ist stark zurückgebildet (Abb. 11). Er hat keine Verbindung mit dem Mitteldarm



Abb. 12. Vorderdarm *a*, *b* vom letzten Raupenstadium. *a* Im Längsschnitt, *b* im Querschnitt. *c* Von der Vorpuppe nach der Kontraktion (Querschnitt). *Ch* Chitinlamelle, *Rm* Ringmuskel, *Bg* Bindegewebe, *Bgk* Bindegewebskern, *Ek* Epithelkern. Vergrößerung $2500 \times \frac{2}{3}$.

mehr. Sein Lumen endet blind in einen soliden Zellhaufen. Der Mitteldarm ist viel dünner als bei der Larve und führt durch einen dünnen Stiel in die Enddarmblase über (Abb. 10b). Beim Umbau des larvalen Darmkanals zum imaginalen verändert sich zwar der histologische Aufbau vollständig, der Darm bleibt jedoch von Beginn bis zum Ende der Metamorphose erhalten. Beim Vorderdarm sind Phagozyten und Blastemzellen in großem Umfang an den Differenzierungsvorgängen beteiligt. Das Mitteldarmepithel wird von den Regenerationsnestern aus neu gebildet,

die schon während der regelmäßigen Erneuerungsvorgänge am larvalen Epithel in Funktion sind.

a) Die Veränderungen am Vorderdarm.

Der Vorderdarm der Larve ist von einem Epithel ausgekleidet, das von der Muskulatur durch Bindegewebe getrennt ist (Abb. 12a, b). Die Muskulatur setzt sich aus vier Einzelmuskelsträngen zusammen, die um den Vorderdarm herumliegen. Das Epithel ist nach dem Lumen zu von einer feinen Chitincuticula überzogen und besteht aus umfangreichen, in der Längsrichtung gestreckten Zellen, in deren granulösem Plasma große Kerne mit je einem Nucleolus liegen. Das Bindegewebe ist sehr schwach färbbar. Es wird von einer feinen Längsfaserung durchzogen. Nach dem Einstellen der Nahrungsaufnahme kontrahiert sich in der Vorpuppe der ganze Vorderdarm stark. Die Epithelzellen werden dadurch nach dem Lumen zu erhöht (Abb. 12c). Das Bindegewebe wird intensiver färbbar und läßt die Faserstruktur gut erkennen.

Vom ersten Puppentage an beginnen die Oesophagusmuskeln zu degenerieren (Abb. 13a). Sie werden auf die gleiche Weise abgebaut wie das für einen Thoraxquermuskel beschrieben wurde. Gleichzeitig schrumpft das Bindegewebe, das schon in der Vorpuppe nicht mehr einen gleichmäßigen Belag um die Epithelzellen bildet, immer mehr in einzelne Brocken zusammen (Abb. 13a). Seine fibrilläre Struktur geht dabei verloren: es verklumpt. Das Plasma der Epithelzellen verliert um diese Zeit seine feinkörnige Struktur, diese geht jetzt in ein großwabiges Maschenwerk über. Die Chromatinkörnchen in den Epithelkernen werden weniger und liegen lockerer verteilt. Dabei wird der Nucleolus kleiner und färbt sich intensiver als in den vorhergehenden Stadien. Die Chitinauskleidung des Vorderdarms reißt auseinander; ihre einzelnen Stücke bleiben den Epithelzellen angelagert. Diese Vorgänge spielen sich in den ersten drei Puppentagen ab. Gegen Ende des dritten Puppentages werden Ringmuskulatur und Bindegewebe von Phagozyten angegriffen und verfallen der vollständigen Histolyse (Abb. 13b). In den Kernen lockert sich das Chromatin immer mehr auf. Gleichzeitig verschwindet der Nucleolus. Am 4. Raupentag (84—96 Stunden) sinken die Epithelzellen unter Verlust ihrer Wabenstruktur zusammen (Abb. 13c). Dieser Vorgang scheint sich sehr schnell abzuschließen. Übergänge waren nie anzutreffen. Damit verschwindet auch die Unterscheidbarkeit einzelner Epithelzellen. Das Plasma der Epithelschicht ist körnig. Die Muskulatur und das Bindegewebe sind verschwunden. Phagozyten umgeben in immer größerer Anzahl den Vorderdarm und dringen in das Gewebe ein. Viele Epithelkerne werden aufgelöst, vielleicht auch phagozytiert. Die Reste der früheren Chitincuticula bleiben im Vorderdarmhohlraum liegen. Schon seit dem dritten Puppentag hatten sich zwischen die Lymphocyten, die das Organ umgaben, kleine Zellen, die den Myoblasten völlig gleichen, geschoben. Diese Zellen

legen sich allmählich um das Vorderdarmepithel herum (Abb. 13*d* und *e*) und bilden bis zum Ende des vierten Puppentages eine äußere Schicht



Abb. 13. *a* Puppe von 30 Stunden. Vorderdarmepithel in Auflockerung, Klumpung des Bindegewebes, Aufspalten der Chitinlamelle. *b* Puppe von 78 Stunden. Degeneration der Kerne. Muskelhistolyse. *c* Puppe von 87 Stunden. Das Epithel ist zusammengesunken, beginnende Phagocytose. *d* und *e* Anlagerung der Myoblasten, Puppen von 102 Stunden. *f* Herausbildung der zwei Schichten (Querschnitte). *Nl* Nucleolus, *Ek* Epithelkern, *Bg* Bindegewebe, *Rm* Ringmuskel, *Ch* Chitinlamelle, *Ph* Phagocyte, *Mbl* Myoblasten, *Mk* Muskelkern. Vergrößerung $2500 \times \frac{1}{2}$.

um das Epithel, das noch die Kerne enthält, die nicht der Kernauflösung anheim fielen. In diesen Kernen bildet sich wieder ein großer Nucleolus

aus. Mit fortschreitendem Puppenalter, 3.—6. Tag der Puppe, vollzieht sich sehr allmählich eine Weiterdifferenzierung des Vorderdarmes. Die Epithelzellen werden langgestreckt und dünn in der Querrichtung (Abb. 13f). Das Plasma wird feiner in seiner Struktur. In den miteinander verschmolzenen Myoblastenzellen differenzieren sich aus der zuerst homogenen Plasmamasse, wie es oben bei der Muskelhistogenese

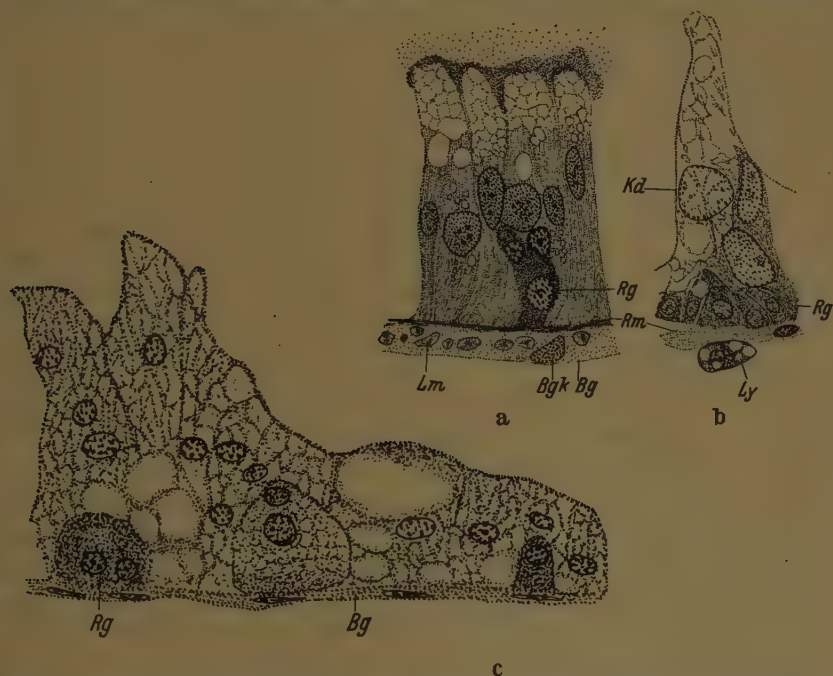


Abb. 14. *a* Mitteldarmepithel einer Raupe. Regenerationsnester. *b* Mitteldarmepithel einer Puppe von 78 Stunden. Muskelhistolyse, Zerstörung des Larvalepithels. *c* Imaginaldarm mit Regenerationsnestern. *Rg* Regenerationsnest, *Rm* Ringmuskel, *Lm* Längsmuskel, *Bg* Bindegewebe, *Bgk* Bindegewebskern, *Kd* degenerierender Kern, *Ly* Lymphocyte. Vergrößerung 1000mal.

beschrieben wurde, feine Fibrillen heraus. Die Reste der Chitinauskleidung liegen noch im Lumen, verschwinden aber bis zum Schlüpfen des entwickelten Tieres. Mit dem Ende des 6. Tages gelangt so der Wiederaufbau des Vorderdarmes zum Abschluß.

Zu weiteren Differenzierungen kommt es nicht. Es tritt zu keiner Zeit des späteren Puppenalters eine Querstreifung in der Fibrillenschicht auf. Auch in der Imago zeigt sie immer noch dieselbe Struktur. Eine Scheidung in Sarkoplasma und Sarkolemm ist nicht festzustellen. Die imaginale Darmmuskulatur wird also nicht vollständig aufgebaut. Ebenso fehlt hier das Bindegewebe, das sonst Epithel und Muskellage trennt.

Die Größenabnahme des ganzen Vorderdarmes ist im Vergleich zum Raupen- und Vorpuppenvorderdarm beträchtlich (Abb. 11).

b) Die Veränderungen am Mitteldarm.

Den Mitteldarm der Larve umgibt außen eine dünne Bindegewebsschicht, in der die Längsmuskulatur eingebettet liegt. Nach innen folgt eine sehr schmale Ringmuskellage, an die die Darmepithelzellen ansetzen (Abb. 14a). Die Mitteldarmzellen sind langgestreckt und zylindrisch. Ihr basaler Teil ist einheitlich körnig. Etwa in der Zellmitte liegt der Kern. Dieser enthält meist mehrere Nucleolen. Oberhalb des Kernes liegen kleine Vakuolen, die gegen das Zellende immer zahlreicher werden; nach dem Darmlumen zu bilden sie ein weites Wabenwerk. Die Darmzellen werden gegen das Lumen zu umgeben von einem nach der Fixierung und Färbung körnig erscheinenden Saum. Basal liegen zwischen den Darmepithelzellen Gruppen kleiner Zellen mit dunkler sich färbendem Plasma, die Regenerationszellen (Abb. 14a Rg). Ihre Kerne sind etwas kleiner als die der Epithelzellen. Wenn die Mitteldarmzellen degenerieren, wird ihr Kern pyknotisch und sie werden ausgestoßen. Die Regenerationszellen schieben sich dann an ihre Stelle und ersetzen sie. Das Mitteldarmepithel regeneriert sich während der ganzen Raupenzeit der Mehlmotte, wie bei vielen anderen Lepidopteren auch, ständig.

Die histolytisch-histogenetischen Veränderungen im Mitteldarm der Puppe sind längst nicht so umfassend wie die des Vorderdarmes. Der Umbau des Epithels geht, wie bei der Larve, von den Regenerationszellen aus. Die Muskulatur wird nach Beginn der Histolyse von Phagozyten auf die beim Vorderdarm geschilderte Art abgebaut. Die Histogenese des Mitteldarmepithels während der Puppenruhe ist nur als ein stärkerer Regenerationsprozeß aufzufassen, bei dem allerdings durch Aneinanderlagerung vieler Regenerationszellen ein zusammenhängendes Epithel zustande kommt. Am zweiten Puppentage beginnen sich Teile des Epithels von der Ringmuskelschicht abzuheben. Diese Stücke werden ins Darmlumen hineingeschoben und degenerieren. Diese Art der Ablösung größerer Partien erfolgt hauptsächlich im vorderen Teil. Andere Teile des Epithels des Mitteldarms, und zwar mehr im hinteren Teil um die Regenerationsnester herum, werden nicht abgestoßen; sondern die Zellen degenerieren am Ort während des Auswachsens der Regenerationszellen. Dieser Vorgang verläuft während der ersten 100 Stunden der Puppenruhe. Die larvalen Epithelzellen verlieren den Zusammenhang mit dem Bindegewebe und lösen sich, von ihrem Apikalende beginnend, langsam auf (Abb. 14b). Zuerst sind ihre Umrisse noch deutlich färbbar, dann werden sie blasser und mit weiterschreitender Histolyse liegen nur noch Gewebstücke im Darmlumen. Die Kerne der Darmzellen quellen auf, ihre Chromatinteilchen verteilen sich locker über den Kern hin, schließlich verschwindet auch die Kernmembran. Teilweise werden die Kerne auch

pyknotisch. Die Ring- und Längsmuskulatur wird unter Eingreifen von Phagozyten abgebaut. Am vierten Puppentag sind diese histolytischen Prozesse vollzogen. Nur die Regenerationszellen wachsen noch weiter heran und legen sich der verbliebenen dünnen Bindegewebsschicht entlang, um das Darmlumen an. Am 8. Tag der Puppe ist der ganze imaginale Mitteldarm aufgebaut und ändert sich im weiteren Metamorphoseverlauf nicht mehr.

Der fertige Mitteldarm der Imago hat ein lockeres Epithel, dessen einzelne Zellen von grobwabigem Plasma erfüllt sind. Einzelne Regenerationsnester enthält er noch immer. Eine neue Darmmuskulatur wird nicht gebildet. Auch hier ist wie beim Vorderdarm, der Größenunterschied zwischen larvalem und imaginalem Darm sehr auffallend. Der Mitteldarm der Imago ist viel dünner als der der Larve (Abb. 10a und b).

Der Vorderdarm und der Mitteldarm der Mehlmotte gehen Formumwandlungen ein, die nur durch das Nichtfunktionieren dieser beiden Organe während des imaginalen Lebens zu verstehen sind. Der vollständige Umbau scheint sich vorzubereiten, wie aus dem Einsatz der Myoblastenzellen in der Vorderdarmregion und dem Auswachsen der Regenerationszellen in der Mitteldarmzone zu schließen ist. Zur Herausbildung funktionstüchtiger Organe kommt es jedoch nicht.

VI. Die Phagozytose von Kernabbauprodukten.

KOWALEWSKI, VAN REES, PÉREZ und andere beschrieben bereits die Phagozytose bei der Metamorphose der Insekten. Die Phagozyten drängen sich, wie oben beschrieben, unter Bildung von Pseudopodien an das zu zerstörende Gewebe, in dem vorher schon Auflösungsprozesse stattgefunden haben müssen, und Pseudopodien dringen häufig direkt in dasselbe ein. Bei nach HEIDENHAIN gefärbten Präparaten erkennt man in vielen Phagozyten stark gefärbte Einschlüsse, die von Vakuolen umgeben sind. Sie gleichen vielfach den Zerfallsprodukten der Zellen, denen sie angelagert sind. In zahlreichen Fällen wird der Eindruck erweckt, daß die *Phagozyten insbesondere Kernzerfallsstücke, ja ganze Kerne, aufnehmen* (Abb. 15a—d). Einmal liegen dickere Klumpen, die pyknotischen Kernresten gleichen (Abb. 4f), in den Vakuolen der Zellen und gleichzeitig außerhalb der Phagozyten.

Die FEULGENsche Nuclealreaktion bot die beste Hilfe für den Nachweis, daß es sich hier um aufgenommenes Chromatin handelt. In FEULGEN-Präparaten sind sämtliche Kerne und *nur* diese, dunkelviolett gefärbt. Auch die pyknotisch und sonstig veränderten Kerne zeigen diese Farb-reaktion. Ebenso färben sich natürlich die Kerne der Phagozyten (Abb. 15e—i), außerdem aber die oben beschriebenen Klumpen und kleinen Teilchen in den Vakuolen. Vergleicht man etwa die Phagozyten eines Stadiums der späteren Muskelhistolyse, gefärbt mit HEIDENHAINs Eisen-hämatoxylin und nach FEULGEN, so ergibt sich die Übereinstimmung

der oben beschriebenen schwarzen Einschlüsse mit den violetten der anderen Färbung.

Wie weit die Phagozyten auch Plasmabestandteile aufnehmen, läßt sich nicht sagen, da für das Plasma keine nur für dieses spezifische Färbung bekannt ist. Übergangsstadien zwischen intaktem und völlig



Abb. 15. a—d Phagozyten mit aufgenommenen Kernen und Kernbestandteilen bei Färbung mit Heidenhain-Eisenhämatoxylin (aus jungen Puppenstadien). e—h Phagozyten bei Feulgens Nuclealreaktion von der Muskelhistolyse (Puppen von 48—60 Stunden). i Kernauflösung und Phagozyten in der Spinnrüse einer Puppe von 60 Stunden bei Feulgens Nuclealreaktion; die schwarz gezeichneten Einschlüsse sind in den Präparaten violett gefärbt. K Kern, V Vakuolen, Ph Phagozyten, Chr Chromatinbrocken von der Kernauflösung. Vergrößerung 2500mal.

aufgelöstem Plasma finden sich mehrfach (z. B. Vorderdarm und Mitteldarm). Übergänge zwischen pyknotischer Kernsubstanz und gänzlich aufgelösten Kernen wurden andererseits auch in Präparaten, die nicht nach FEULGEN behandelt worden waren, fast stets vermißt. Selbst von Kernen, die ohne Pyknose zugrunde gehen, bleiben Reste stets übrig. Nach den zum Teil bedeutenden Mengen von Kernstoffen, die sich in den

Vakuolen der Phagozyten vorfinden, ist nicht ausgeschlossen, daß Reste von allen Kernen phagozytiert werden. *Der Abtransport von Kernabbau-stücken ist demnach eine Hauptaufgabe der Phagozyten.*

Es ist natürlich darüber hinaus möglich, daß die Phagozyten auch histolytische Fermente liefern (s. Muskelhistolyse). Das zu entscheiden ist jedoch mit histologischer Technik nicht möglich.

Zusammenfassung.

Es gibt bei der Mehlmotte drei verschiedene Arten von Lymphozyten, die sich durch ihre Zellstruktur voneinander unterscheiden.

Der Fettkörper der jungen Raupe besteht aus Zellsträngen, die sich im späteren Larvenstadium zusammenlegen und anscheinend Syncytien bilden. In der Puppe bilden sich aus diesen einzelne Fettzellen heraus. Die wenigen Fettzellen der Imago sind im Abdomen aneinandergelagert.

Bei der Histolyse eines Thoraxquermuskels verschwindet zuerst die Querstreifung; dann lockern sich die Fibrillenbündel auf und unter Eingreifen von Phagozyten vollzieht sich die Histolyse. Die Kerne werden pyknotisch oder zerfließen.

Die beiden intersegmentalen, großen Dorsoventralmuskeln zwischen dem zweiten und dritten Thoraxsegment entstehen aus Myoblasten. Durch zahlreiche Zellteilungen bilden sich daraus Syncytien, die in der Muskellängsrichtung zu Strängen verschmelzen. Das Zellplasma ist im Bereich der Kerne zuerst dunkler gefärbt als im kernlosen Teil. Die Kerne ordnen sich an der Peripherie der einzelnen Syncytien an und strecken sich. Die Muskelfibrillenbündel differenzieren sich allmählich heraus. Die Querstreifung setzt schlagartig ein.

Die Genese der Ansatzstellen eines Muskels, die Ausbildung von Tonofibrillen und der direkte Ansatz an der Hypodermis werden beschrieben.

Der Darmtraktus der Imago, die keine Nahrung aufnimmt, ist stark zurückgebildet.

Bei der Histolyse des Vorderdarms sind Phagozyten in starkem Maß beteiligt. Beim Aufbau der Muskellage des Imaginaldarms wirken Myoblastenzellen mit. Eine Querstreifung tritt nicht auf. Der Vorderdarm der Imago ist histologisch nicht fertig aufgebaut.

Das Mitteldarmepithel der Mehlmotte regeneriert sich bei der Larve aus Regenerationszellengruppen. In der Puppe wird die Muskulatur aufgelöst. Die Epithelzellen des larvalen Mitteldarms degenerieren. Aus den Regenerationszellengruppen wird das Imaginalepithel neu aufgebaut. Der imaginale Mitteldarm ist nicht funktionsfähig.

Nach Färbung mit FEULGENs Reagenz erweisen sich die Einschlüsse der Phagozyten als Kernsubstanz.

Literaturverzeichnis.

- Bauer, H.:** Die FEULGENsche Nuclealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. Z. Zellforsch. **15** (1932). — **Feulgen, R.:** Die Nuclealfärbung. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 5. — **Frenzel, J.:** Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Arch. mikrosk. Anat. **26** (1886). — **Hufnagel, A.:** Recherches histologiques sur la Métamorphose d'un lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). Archives de Zool. **57** (1918). — **Koehler, W.:** Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* ZELLER mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **24** (1932). — **Kowalewski, A.:** Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zool. Anz. **8** (1885). — **Kremer, J.:** Die Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. I. Insecta. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **4** (1926). — **Kühn, A. u. K. Henke:** Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kühniella* ZELLER. I—VII. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-physik. Kl. N. F. **15**, 1 (1929). — **Munscheid, L.:** Die Metamorphose des Labiums der Odonaten. Z. Zool. Abt. A. **143** (1933). — **Pérez, Ch.:** Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides: *Calliphora erythrocephala* Mg. Archives de Zool. 5. Série, **4** (1910). — Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.) Mém. de la Classe des Scienc. de l'Acad. roy. de Belgique, Collection en 4^e, Deuxième série, **3** (1911). — **Schmidt, E.:** Die Histolyse und Histogenese der Muskulatur von *Psychoda alternata* SAY. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **13** (1929). — **Weismann, A.:** Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Z. Zool. **14** (1864).
-

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg/Lahn.)

ÜBER DEN EINFLUSS DES SALZGEHALTES
IM AUSSENEDIUM AUF DEN BAU UND DIE FUNKTION
DER EXKRETIIONSORGANE DEKAPODER CRUSTACEEN
(NACH UNTERSUCHUNGEN AN POTAMOBIVS FLUVIATILIS
UND HOMARUS VULGARIS)¹.

Von
HANS PETERS.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Mai 1935.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung: Problemstellung	355
B. Hauptteil	356
I. Vergleichende Morphologie	356
II. Schlüsse aus der Morphologie	367
III. Mikroanalysen	368
IV. Atmungsmessungen	370
C. Besprechung der Ergebnisse und Theorie der Harnbildung	374
D. Zusammenfassung	377
Literaturverzeichnis	379

A. Einleitung: Problemstellung.

Der Bau der Nierenorgane zeigt bei zahlreichen marinen und süßwasserlebenden Tieren typische Unterschiede. Insbesondere sind bei verschiedenen süßwasserlebenden Crustaceen die Nephridialkanälchen außerordentlich viel länger als bei ihren marinen Verwandten. SCHLIEPER und HERRMANN (1929 und 1930) haben zeigen können, daß diese verschiedene morphologische Ausbildung der Nierenorgane bei den wasserlebenden Crustaceen in Beziehung zur Zusammensetzung des Harnes steht. So liefern z. B. die durch den Besitz eines langen Harnkanälchens ausgezeichneten Antennendrüsen des Flußkrebss (*Potamobius fluvialis*) unter Leistung osmotischer Arbeit einen salzarmen, gegenüber dem Blute hypotonischen Harn, während die gleichen Organe des marinen Hummers (*Homarus vulgaris*) diesen Nierenabschnitt vermissen lassen und einen salzreichen, blutisotonischen Harn ausscheiden.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, im Anschluß an diese Beobachtungen, im einzelnen den Einfluß des Salzgehaltes im Außenmedium auf den Bau der Nierenorgane beim Hummer und Flußkrebss zu untersuchen. — Die Physiologie der Krebsniere ist in neuerer Zeit

¹ Dissertation, angenommen von der Philosophischen Fakultät der Philipp-Universität zu Marburg.

insbesondere von GICKLHORN und KELLER (1931, 1932) untersucht worden. Dabei ist es diesen Autoren gelungen, auf Grund der Ergebnisse von Vitalfärbungen und Potentialmessungen das Vorhandensein einer Rückresorption von Wasser und Salzen in bestimmten Schleifenabschnitten der Crustaceennephridien wahrscheinlich zu machen. Es fehlt aber noch eine einheitliche Theorie der Harnbildung, die in Übereinstimmung mit der Morphologie der Nierenorgane der höheren dekapoden Krebse steht. Es ist deshalb das Ziel unserer Untersuchungen gewesen, neben den ökologischen Beziehungen auch die Physiologie der Crustaceenniere aufzuklären und mit den bei der Wirbeltierniere bekannten Vorgängen der Harnbereitung zu vergleichen¹.

B. Hauptteil.

I. Vergleichende Morphologie.

Die Antennendrüsen des Flußkrebsees bestehen, wie schon MARCHAL (1892) feststellte, aus sechs Abschnitten: 1. dem Cölomsäckchen, das

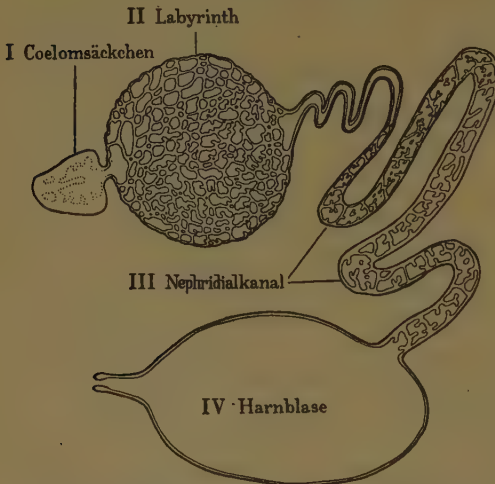


Abb. 1. *Potamobius fluviatilis*. Auseinandergelegte Antennendrüse. Flächenschnitt (Schema).

mesodermalen Ursprungs ist, 2. dem ersten Teil des Nierenkanales, dem Labyrinth, auch „grüner Körper“ genannt, 3. der „region intermédiaire“, so bezeichnet, weil sie als Verbindungsglied dient, 4. dem durchscheinenden Kanal, 5. dem eigentlichen Nephridialkanal, der vielfach gewunden ist, und 6. aus dem sich zur Harnblase erweiternden Endabschnitt mit dem sich nach außen öffnenden Exkretionsporus (Abb. 1 und 2). Alle Kanalabschnitte werden vom Ectoderm gebildet. Die Epithelzellen besitzen in den verschiedenen Abschnitten eine

in gewisser Weise übereinstimmende Grundstruktur. Bei den niederen Krebsen ist bei der Antennen- bzw. Maxillen- und Coxaldrüse meist nur ein einfacher, selten oder nur wenig gewundener schlauchförmiger Kanal vorhanden. Aus ihm dürfte man den Bau der Exkretionsorgane der höheren Krebse abzuleiten haben. Mit höherer Inanspruch-

¹ Die vorliegende Untersuchung wurde auf Anregung von Herrn Privatdozent Dr. C. SCHLIEPER durchgeführt, dem ich für viele Ratschläge zu größtem Dank verpflichtet bin. Außerdem danke ich dem Direktor des Institutes, Herrn Prof. Dr. F. ALVERDES, für seine Anteilnahme am Fortgang meiner Arbeit.

nahme der Ausscheidungsorgane ging gleichzeitig eine weitgehende morphologische Differenzierung bestimmter Abschnitte vor sich.

Bei den eigenen morphologischen Untersuchungen wurden die lebendfrisch herausgenommenen Antennendrüsen in Susa fixiert, in 90%igem Alkohol gehärtet, zwecks Entfernung des Sublimatniederschlages mit

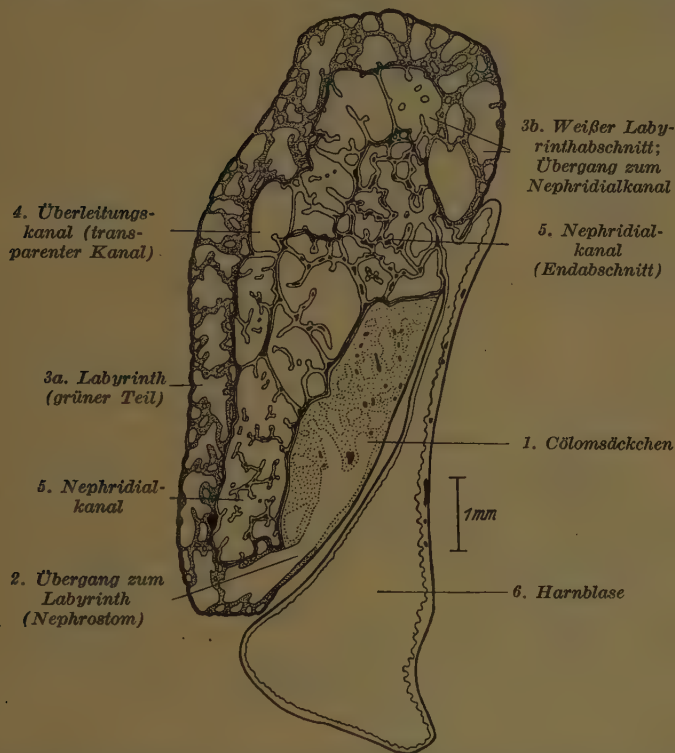


Abb. 2. *Potamobius fluviatilis*. Antennendrüse, Querschnitt. Übersichtsbild über die Lage der einzelnen Nierenabschnitte. Das Labyrinth (fein punktiert) umgibt rindenförmig die anderen Abschnitte der Antennendrüse.

Jodalkohol behandelt und dann auf die übliche Weise in Paraffin eingebettet. Serienschnitte stellte ich in einer Dicke von 6 und 10 μ her. Um die Blutversorgung der Antennendrüse zu studieren, injizierte ich dem Krebs warme, gelatinehaltige Tuscheaufschwemmungen bzw. Trypanblaulösungen in den Perikardialraum. Bei diesen Injektionen bzw. Perfusionen wurde das Tier vorerst mit blutisotonischer Salzlösung von steigender Temperatur (bis zu 30° C) durchspült. Bei und nach der Injektion bzw. Perfusion war der Krebs in einem Wasserbehälter von ungefähr 30° C. Erst 15 Min. später wurde das Tier in gekühltes Wasser gebracht, um eine Gerinnung der Gelatine hervorzurufen. Dann wurden

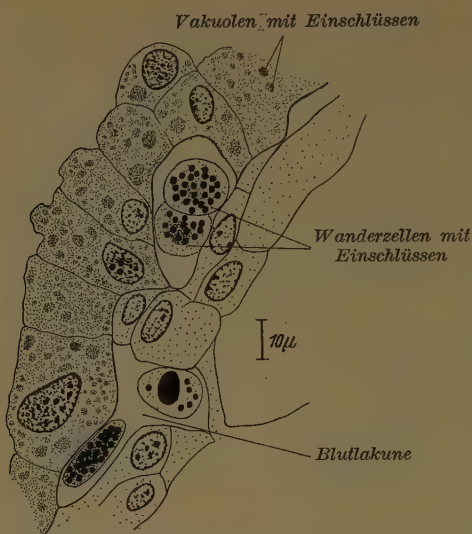


Abb. 3. *Potamobius fluviatilis*. Epithelzellen des Cölomsäckchens. Azanfärbung. 10 µ dick. Vakuolen mit Einschlüssen in den Epithelzellen. Wanderzellen in den Blutlakunen.

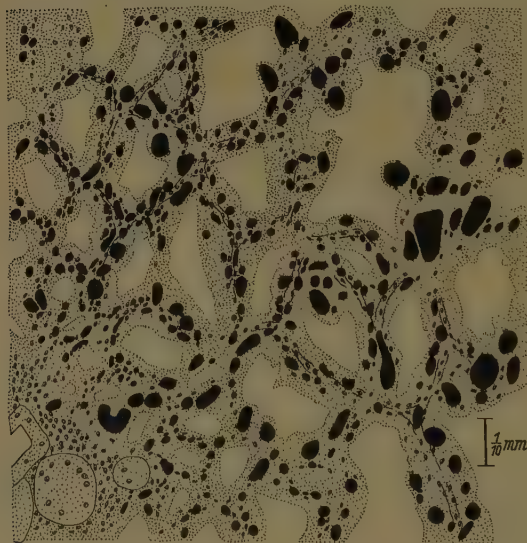


Abb. 4. *Potamobius fluviatilis*. Blutversorgung des Cölomsäckchens (nach Tuscheinjektion). Flächenschnitt durch das Cölomsäckchen. Blutgefäße und Blutlakunen schwarz.

die Drüsen schnell herausgenommen und fixiert. Es wurde entweder mit Hämalaun-Eosin oder Azan gefärbt.

Das Cölomsäckchen der Flußkrebsantennendrüse ist durch Scheidewände vielfach gekammert. Die Scheidewände sind aus Faltenbildungen des Cölomsäckchens entstanden, wie sie bei den niederen Krebsen vielfach anzutreffen sind. Eine Hauptscheidewand trennt den Hohlraum des Cölomsäckchens in zwei Haupträume, aus denen durch Nebenscheidewände die eigentlichen Kammern gebildet werden. Diese Kammern sind von einem einfachen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen sich oft

in die Hohlräume keulenförmig vorwölben. In den Randpartien sind einige Kammern mit mehrschichtigem Epithel anzutreffen. Das Plasma der Epithelzellen ist feinkörnig. Besonders in den keulenförmigen Vorwölbungen der Zellen bildet das Plasma Vakuolen, in denen verschieden große, feste Einschlüsse liegen. Bei der Azanfärbung färbten sie sich bläulichgrau. Daneben fand ich in manchen Zellen noch kleinere, rot gefärbte Kugeln (Abb. 3). MARCHAL (1892), PARAT (1930), GRABOWSKA (1930) fanden in frischen Zellen die Vakuolen mit gelben Tropfen gefüllt,

die dem Cölomsäckchen die typische gelbbraune Farbe geben. Die Zahl und die Größe der Vakuolen soll nach GRABOWSKA von dem physiolo-

gischen Zustände der Drüse abhängen. PARAT beobachtete gelegentlich, daß diese Vakuolen mit den Zellkernen in Verbindung standen und daß sie in das Lumen des Cölomsäckchens ausgeschieden wurden. Das Cölomsäckchen wird gut mit zahlreichen Blutgefäßen versorgt, die von einem Seitenast der „Arteria sternalis“ ausgehen. Die Cölomsäckchenarterie tritt in die Hauptscheidewand ein und verzweigt sich von hier auf die übrigen Scheidewände. Ich konnte beim Flußkrebse die Blutkapillaren bis zu den Zellen verfolgen (Abb. 4, 5 und 6). Fast jede Zelle wird an ihrer Basis vom Blute umspült. Wurde unter großem Drucke injiziert, so traten zahlreiche, sonst fast kollabierte Gefäße in Erscheinung (Abb. 4). Bei normalem Blutdruck scheint ein Teil von ihnen immer kollabiert zu sein. In den Blutlakunen befinden sich reich mit Einschlüssen beladene Wanderzellen, die sich mit Azan rot färben und im frischen Zustande grünlich schimmern (Abb. 3). Das Cölomsäckchen steht durch das sog. Nephrostom mit dem Labyrinth in Verbindung (Abb. 7). Einen besonderen Verschlußapparat zwischen Cölomsäckchen und Labyrinth konnte ich im Gegensatz zu MARCHAL (1892) und VOGT (1932) nicht feststellen.

Das Labyrinth des Flußkrebsees umgibt rindenförmig die übrigen Abschnitte des Nierenkanales (Abb. 2). Es ist ein vielkammeriger Sack,

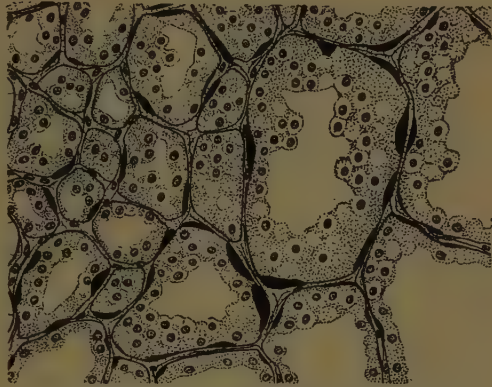


Abb. 5. *Homarus vulgaris*. Flächenschnitt durch das Cölomsäckchen (Randpartie). Vergrößerung 280mal.

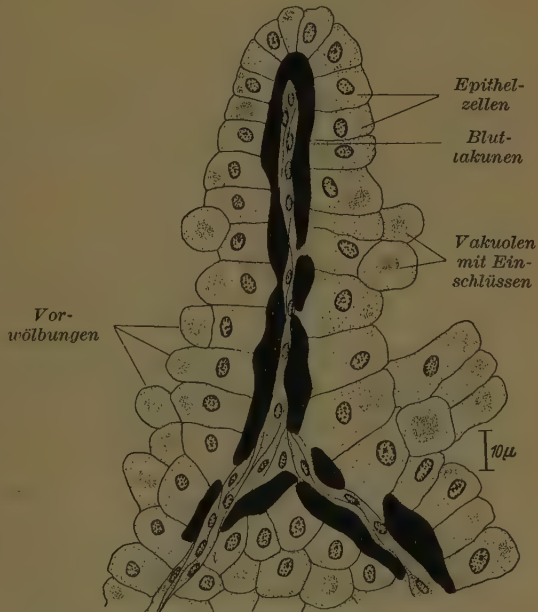


Abb. 6. *Homarus vulgaris*. Epithelzellen des Cölomsäckchens. Blutversorgung der Epithelzellen. Vakuolen mit Einschlüssen besonders in den Vorwölbungen der Epithelzellen.

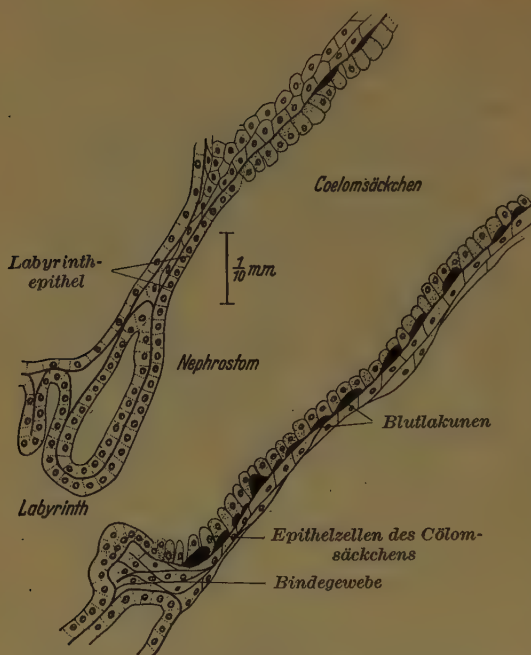


Abb. 7. *Potamobius fluviatilis*. Übergang vom Cölomsäckchen zum Labyrinth. Nephrostom einfach. Kein besonderer Verschlussmechanismus ausgebildet.

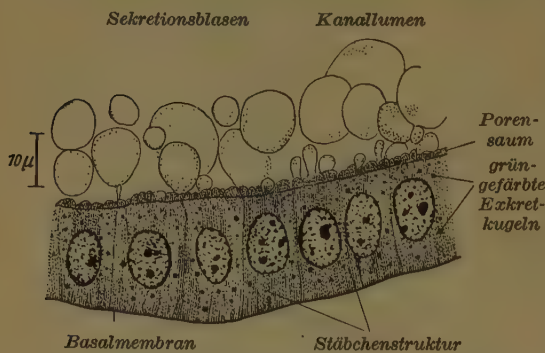


Abb. 8. *Potamobius fluviatilis*. Epithelzellen des grünen Labyrinthes. Zellplasma körnig gestreift, Stäbchenstruktur. Grüngefärbte Exkretkugeln von der Zellbasis zum apikalen Pol wandernd. Apikale Zellmembran zu einem Porensaum umgewandelt. Austreten der Sekretblasen aus dem Porensaum.

dessen ursprüngliche Kanalform nur schwer durch die vielen großen und kleinen Hohlräume und Nebenhohlräume zu erkennen ist. Sämtliche Hohlräume sind von einem einschichtigen hohen Epithel ausgekleidet. Die Zellen haben kubische bis zylindrische Gestalt, sie sind ungefähr 20 μ hoch und 10 μ breit. Durch ihre körniggestreifte Plasmastruktur haben diese Zellen das Aussehen von Drüsenzellen. Die Protoplasmakörnchen sind zu parallelen Reihen angeordnet. Sie geben dadurch der Zelle das Aussehen einer fibrillären Streifung (Abb. 8). Man hat daher auch von einer „Stäbchenstruktur“ des Protoplasmas dieser Zelle gesprochen. Die dem Kanallumen zugewandte Seite der Zellen ist besonders ausgebildet. MARCHAL bezeichnet diese Ausbildung als „Stäbchensaum“ oder auch als Stäbchenkutikula; denn viele kleine, wie Stäbchen aussehende Plasmaversteifungen bedecken den apikalen Teil der Zellen. Da an der Basis dieser Stäbchen während der Tätigkeit des Labyrinthes Sekretionsblasen austreten und diese in ihren Anfangsstadien in der Aufsicht wie kleine Poren aussehen, möchte ich diesen Saum richtiger mit „Porensaum“ bezeichnen (Abb. 8). Ein solcher Saum ist bei den Nieren der Wirbeltiere an ähnlichen Zellen ebenfalls vorhanden (BARGMANN 1933).

Im Protoplasma dieser Zellen, besonders zahlreich an der Zellbasis und auch um die Kerne herumgelagert, befinden sich 1–2 μ große, mehr oder weniger leuchtend grüne Einschlüsse (KÖRNER), die dem Labyrinth seine charakteristische grüne Farbe geben (Abb. 8). FISCHER (1925) sah sie oft in blasenartigen Hohlräumen liegen, sie sind basophil, wie PARAT feststellte und müssen wohl als Exkrete aufgefaßt werden. Feste Bestandteile, wie kleine Ku-

geln, sah ich aus den Wanderzellen, die sehr zahlreich in den Blutlakunen zwischen den Wandungen der Kammern liegen, ins Zellinnere einwandern. In den schon erwähnten Zellvakuolen werden anscheinend diese Exkrete angereichert. Sie wandern dann mit ihrem Inhalt zum apikalen Pol der Zellen, um als Blasen aus dem Porensaum auszutreten. Beim Austritt der Vakuolen bilden sich zuerst kleine Blasen, die sich vergrößern, zusammenfließen und schließlich sich ablösen bzw. auflösen. Diese einzelnen Bildungsstadien konnte ich bei meinen Schnitten in verschiedenen Zellen feststellen. Ich fand oft noch in den bereits abgetrennten oder auch zerstörten Sekretionsblasen feinkörnige Einschlüsse, die gleich gefärbt waren wie die Einschlüsse in den Zellen selber. Betrachtet man das ganze Labyrinth, so findet man oft Abschnitte, wo die Zellen alle mit Blasen bedeckt sind und solche, die keine enthalten. Das Labyrinth hat in Tätigkeit befindliche und ruhende Abschnitte. Erwähnt sei noch, daß GRABOWSKA

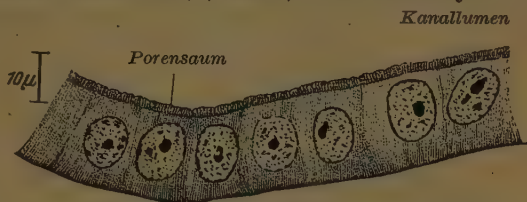


Abb. 9. *Potamobius fluviatilis*. Epithelzellen des weißgrauen Endteiles des Labyrinthes (substance intermédiaire). Keine grüngefärbten Einschlüsse in den Epithelzellen. Porensaum immer gut ausgebildet.



Abb. 10. *Potamobius fluviatilis*. Antennendrüse. Flächen-schnitt. Vorwölbungen des Epithels des Nephridialkanals in das Kanallumen (Oberflächenvergrößerung). Blutversorgung; Blutlakunen zwischen den Epithelien (schwarz).

(1930) um den Zellkern einen gut ausgebildeten GOLGI-Apparat feststellte. Im letzten, dem anschließenden Nephridialkanal benachbarten Labyrinthabschnitt fehlen die grünen Einschlüsse (Abb. 9). Er erscheint daher weißgrau. MARCHAL bezeichnet diesen kurzen Abschnitt, der sich allmählich zu einem Kanälchen verengt, als „substance intermédiaire“.

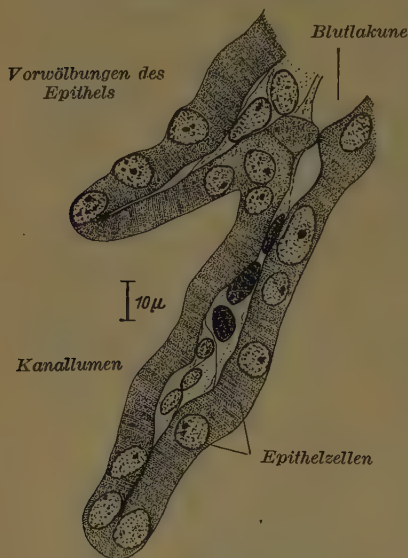


Abb. 11. *Potamobius fluviatilis*. Epithel des Nephridialkanales. 1. Abschnitt. Azaanfärbung. 10 µ dick. Keine besonderen Strukturen der Epithelzellen.

daher „transparenter Kanal“ sind sehr flach und breit. Die Höhe beträgt bis zu 12 µ, ihre Breite aber bis zu 35 µ. Die Zellkerne sind eiförmig bis elliptisch gebaut. Sie

Hieran schließen sich die Abschnitte der Antennendrüse, die wegen ihres kanalförmigen Aussehens noch als Kanäle bezeichnet werden. Ihre Gesamtlänge ist 3—4 cm. Der erste Abschnitt ist schmal, durchscheinend und mehrfach gewunden. Er wurde von MARCHAL genannt. Die Zellen seines Epithels liegen mit ihrer Längsseite dem Kanallumen und der Basalmembran zugewandt. Die dem Kanallumen zugewandte Zellwand ist einfach. Besondere Differenzierungen wie bei den vorhergehenden Abschnitten fehlen. Seinem Aussehen nach könnte dieser Nierenabschnitt nur zur Weiterleitung des bereits gebildeten primären Harnes dienen.

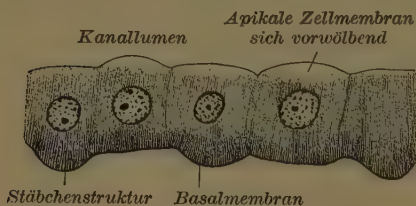


Abb. 12. *Potamobius fluviatilis*. Epithelzellen des 2. Abschnittes (Endabschnitt) des Nephridialkanales. Die Basis der Epithelzellen weist Stäbchenstruktur auf. Ausbuchtung der Zellbasis in die Blutlakunen hinein. Die apikale Zellmembran wölbt sich blasenartig vor.

Den folgenden Drüsenteil bezeichnet MARCHAL wegen seiner Farbe als „weißen Kanal“. Er gliedert sich aber in zwei Abschnitte, wie ich im Gegensatz zu MARCHAL, PARAT, FISCHER und GICKLHORN betonen möchte, die ihn als einen einzigen, gleichförmig gebauten Teil ansehen.

Diese beiden Abschnitte unterscheiden sich von dem vorhergehenden Kanalkstück besonders dadurch, daß das Epithel des Kanales sich weitverzweigt in das Kanallumen vorwölbt (Abb. 1, 2 und 10). Dem durchfließenden Harn wird auf diese Weise eine äußerst vermehrte Oberfläche dargeboten. Zahlreiche Blutgefäße führen an diese Abschnitte heran, deren feinste Verzweigungen, in Blutlakunen übergehend, sich zwischen die Basalmembranen der Epithelien zwängen. Dadurch wird jede Zelle reichlich mit Blut ver-

sorgt. In den Blutlakunen befinden sich reich mit Einschlüssen beladene Wanderzellen.

Die Kanälchenwände des ersten Abschnittes sind von einem flachen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen ein körniges Protoplasma besitzen (Abb. 11). Eine Streifung in Richtung Basalmembran - Kanallumen ist nur schwach angedeutet. Die Zellhöhe beträgt 8—12 μ . Die kugelförmigen oder auch elliptischen Zellkerne sind 6—8 μ groß.

Im zweiten Teil des weißen Kanales sind die Zellen bedeutend höher, nämlich bis zu 20 μ

hoch. Die durchschnittliche Breite beträgt ebenfalls 20 μ . Die Zellkerne besitzen einen Durchmesser von ungefähr 11 μ . Das Zellplasma ist körnig gestreift, besonders an der der Basalmembran zugewandten Seite. Die Zellmembran hebt sich oft blasenartig von der Zelle ab oder wölbt sich ins Kanallumen hin vor, während die Basis der Zellen Ausbuchtungen in die Blutlakunen hinein zeigt (Abb. 12). Bei diesen Zellen fand GRABOWSKA den GOLGI-Apparat im apikalen Pol über den Kernen. Die Blutversorgung ist noch etwas stärker als im vorhergehenden Abschnitt.

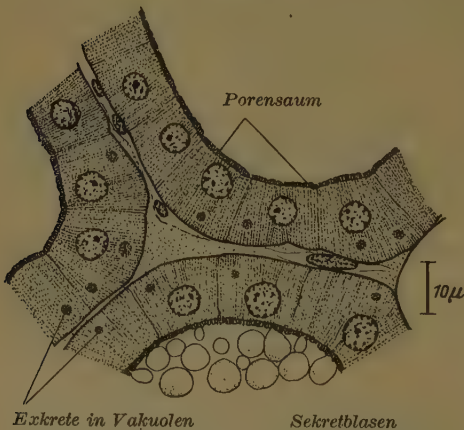
An den Nephridialkanal schließt sich unmittelbar der sich zur Harnblase erweiternde Endabschnitt an. Die Zellen der Harnblase sind breit und flach, besonders dann, wenn die Blase gefüllt ist. Das Zellplasma ist körnig. Um die Harnblase liegt ein elastisches, dünnschichtiges



Abb. 13. *Homarus vulgaris*. Flächenschnitt. 10 μ . Verschlußmechanismus zwischen Cölomsäckchen und Labyrinth. Die Verschlußzellen sind umgebildete Epithelzellen des Cölomsäckchens.



Abb. 14. *Homarus vulgaris*. Querschnitt durch die Antennendrüse. Vorhanden sind nur Cölomsäckchen, Labyrinth (große Fläche einnehmend) und Harnblase. Der beim Flußkrebse gut ausgebildete Nephridialkanal fehlt.



Exkrete in Vakuolen

Sekretblasen

Abb. 15. *Homarus vulgaris*. Epithelzellen des Labyrinthes. Vakuolen mit Exkreten. Porensaum an der apikalen Zellmembran ausgebildet. Austreten von Sekretblasen aus dem Porensaum.

Bindegewebe, das einige Blutgefäße durchziehen. Es ist aber keine derartige feine Aufteilung der Gefäße in der Blasenwand wie in den anderen Drüsenabschnitten zu beobachten. Von dieser Sammelblase führt ein kurzes Kanalstück direkt nach außen. Es mündet am Basalglied der zweiten Antenne durch einen Exkretionsporus.

Die Antennendrüse des marinen Hummers ist anders gebaut als die des Flußkrebse. Das Cölomsäckchen ist gleichfalls gekammert, wie das des Flußkrebse. In seinem Gesamtbau ist es etwas flacher. Die Blutversorgung ist genau so gut (Abb. 5 und 6). Die Epithelzellen haben gleiche Struktur, weisen aber eine geringere Größe auf. Sie sind 20–25 µ hoch und wölben

sich ebenfalls in die Hohlräume des Cölomsäckchens vor. Die Zellkerne besitzen eine durchschnittliche Größe von 6 µ. In den Epithelzellen des Cölomsäckchens des Hummers sind ähnliche Einschlüsse vorhanden wie beim Flußkrebse, aber in weit geringerer Menge. Beim Übergang zum Labyrinth ist beim Hummer ein besonderer Verschlußmechanismus ausgebildet. Die Verschlußzellen sind vergrößerte, umgewandelte Epithelzellen des Cölomsäckchens (Abb. 13). Sie wuchern ringförmig ins Kanallumen des Laby-

rinthes hinein und können einen vollständigen Verschluß zwischen Labyrinth und Cölomsäckchen hervorrufen. Der Verschluß stellt anscheinend ein Ventil dar, das ein Strömen der Harnflüssigkeit nur in der Richtung zum Labyrinth hin gestattet. Ein gleicher Verschlußmechanismus ist auch bei der Antennendrüse des marinen *Nephrops norvegicus* vorhanden. Solche und ähnliche Verschlüsse werden von CANNON (1926) bei den Antennen- bzw. Maxillendrüsen von *Estheria* und *Cypris* gefunden, außerdem bei den Antennendrüsen einiger Gammariden und von TER-POGHOSSIAN (1909) in den Schalendrüsen von Isopoden.

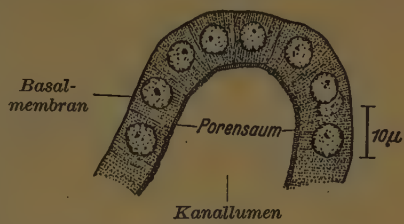


Abb. 16. *Homarus vulgaris*. Weißer Endabschnitt des Labyrinthes (Überleitung zur Harnblase). Epithelzellen kleiner als im übrigen Teil des Labyrinthes. Keine Exkreteinschlüsse in den Zellen. Porensaum gut ausgebildet.



Abb. 17. *Homarus vulgaris*. Flächenschnitt, Übersichtsbild. Labyrinth (Sekretionsabschnitt) im Gegensatz zum Flußkrebs mächtig ausgebildet. Cölomsäckchen flach und feiner gebaut (Filtrationsabschnitt). Nephridialkanal (Hauptdruckresorptionsabschnitt) fehlt.

Das Labyrinth, das beim Flußkrebs rindenartig die anderen Drüsenteile umgibt, nimmt beim Hummer den Hauptteil der Antennendrüse

ein (Abb. 14). Es hat durch die im Cephalothorax liegenden Muskeln einen tiefen Einschnitt, durch den es sozusagen in zwei gleiche Teile getrennt wird. Die Hohlräume des Labyrinthes sind meist kleiner als beim Flußkreb und mit ähnlichem Epithel ausgekleidet, dessen Zellen aber nur 15μ hoch sind. Das Zellplasma ist ebenfalls körnig, zeigt kleine Vakuolen mit festen Einschlüssen, die wahrscheinlich gleichfalls Exkrete sind. Auch hier ist die dem Kanallumen zugewandte Zellwand zu einem Porensaum umgewandelt, aus dem Sekretblasen hervortreten. Die Zahl

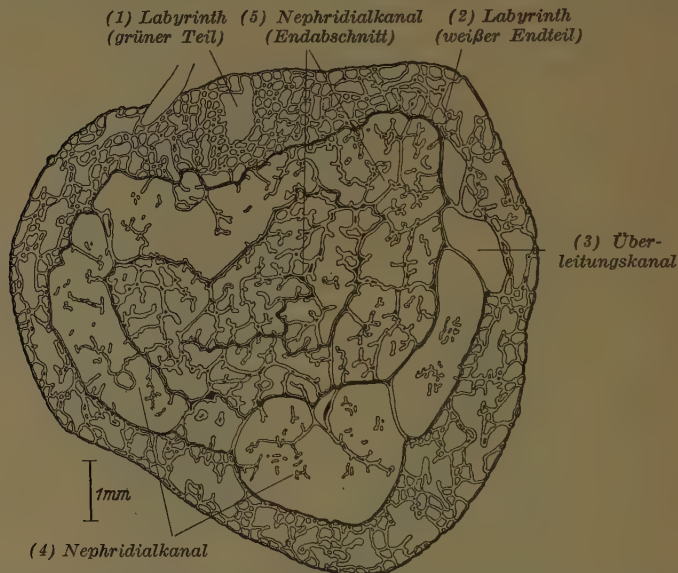


Abb. 18. *Potamobius fluviatilis*. Flächenschnitt durch die Antennendrüse. Labyrinth (Sekretionsabschnitt) umgibt rindenförmig den Nephridialkanal (Hauptrückresorptionsabschnitt) (beim Hummer fehlend). Cölomsäckchen im Schnitt nicht getroffen.

der gut sichtbaren Sekretblasen ist geringer als beim Flußkreb (Abb. 15). Blutgefäße ziehen durch das gesamte Labyrinth und verzweigen sich zahlreich. Auf diese Weise werden alle Labyrinthteile mit Blut gut versorgt.

Vom Labyrinth führt ein kurzer weißer, kanalartiger Abschnitt zur Harnblase. Er besteht aus einem kompakten Bündel paralleler Hohlräume. Das Epithel dieses Abschnittes hat aber fast übereinstimmende Struktur mit dem übrigen Labyrinth. Die Epithelzellen sind $10-12\mu$ hoch und sehr dicht gelagert. Dies ist besonders durch die Lage der Kerne zu erkennen (Abb. 16). Übereinstimmend mit den anderen Teilen des Labyrinthes ist an dem apikalen Pol der Zellen ein Porensaum vorhanden, der kurz bis zum Blasenanfang zu verfolgen ist. Ich möchte daher diesen Abschnitt noch zum Labyrinth rechnen. Er könnte der „substance intermédiaire“ des Flußkrebses entsprechen.

Auf diesen Abschnitt folgt sogleich die Harnblase mit ihrem kurzen Ausführgang. Das Plasma der Blasenellen ist körnig. Außen ist die Blase noch von einer dünnen Bindegewebsschicht umgeben.

Vergleichen wir noch einmal zusammenfassend die Antennendrüsen des Flußkrebse und des Hummers, so besteht der grundlegende Unterschied zwischen beiden in dem Fehlen eines großen Teiles des Nierenkanales, nämlich des eigentlichen Nephridialkanales beim Hummer, der beim Flußkrebse als weißer Kanal weitgehende Differenzierungen erfahren hat. Der erste Teil des Nierenkanales, das Labyrinth, ist dagegen beim Hummer außerordentlich umfangreicher als beim Flußkrebse (Abb. 1, 2, 17 und 18).

II. Schlüsse aus der Morphologie.

Auf Grund der Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen glaube ich folgende Schlüsse über die Funktionen der Antennendrüsen des Flußkrebse, wie auch des Hummers, ziehen zu können. Die reichliche Versorgung der Zellen des Cölomsäckchens mit Blut bei beiden Arten läßt meines Erachtens darauf schließen, daß in diesem Nierenabschnitt der primäre Harn gebildet bzw. filtriert wird. Diese Flüssigkeit strömt beim Flußkrebse kontinuierlich in das benachbarte Labyrinth hinein. Beim Hummer dürfen wir dagegen nur eine rhythmische bzw. diskontinuierliche Weiterleitung des Harnes vom Cölomsäckchen zum Labyrinth annehmen, da hier beide Teile durch einen ventilartigen Verschlußmechanismus voneinander getrennt werden. Einige Autoren haben sekretorische Prozesse in den Zellen des Cölomsäckchens beobachtet. Mir selbst sind nur gefärbte Einschlüsse innerhalb der Zellen des Cölomsäckchens aufgefallen, ohne daß ich jedoch eine sekretive Ausscheidung dieser Stoffe in das Lumen beobachten konnte. Ich möchte es deshalb dahingestellt sein lassen, daß im Cölomsäckchen neben einer Filtration noch in geringem Maße eine Sekretion vorkommt. Der im Cölomsäckchen gebildete primäre Harn gelangt also in das Labyrinth, wo ihm die dort gebildeten bzw. umgebildeten und gespeicherten Exkrete beigegeben werden. Das histologische Gesamtbild und die grünfarbigen Einschlüsse in den Labyrinthzellen sprechen unbedingt für die Richtigkeit dieser Annahme. Der so mit Exkreten angereicherte Harn gelangt durch den transparenten Kanal in den eigentlichen Nephridialkanal, der beim Hummer fehlt. Seine zahlreichen Differenzierungen und die besonders starke Blutversorgung beim Flußkrebse lassen auf weitere wichtige Vorgänge im Prozeß der Harnbereitung in diesem Nierenabschnitt schließen. Die riesige Oberflächenvergrößerung des Kanalepithels bietet die Möglichkeit eines regen Stoffaustausches zwischen dem Kanalinhalt, den Kanalzellen und den anliegenden Blutgefäßen. Wenn man annimmt, daß der im Cölomsäckchen gebildete primäre Harn ein Filtrat des Blutes ist, und da festgestellt worden ist, daß der endgültige, in der Harnblase

sich sammelnde Harn beim Flußkrebse eine bedeutend niedrigere Konzentration an Salzen hat, müßte also in diesem Teile der Niere eine Rückresorption der für den Organismus noch lebenswichtigen Salze, wie Natrium- und Kaliumchlorid, stattfinden. Dieser Schluß wird, wie SCHLIEPER betont hat, auch dadurch gestützt, daß bei den Antennendrüsen des Hummers, die einen blutisotonischen Harn ausscheiden, dieser Teil fehlt (Abb. 14 und 17). Es wird weiter unten über die Ergebnisse direkter Analysen des primären Harnes von *Potamobius* berichtet, die diese Annahme bestätigen. Ein weiterer morphologischer Unterschied zwischen den Antennendrüsen des Flußkrebsses und des Hummers ist, wie bereits erwähnt, die relativ stärkere Ausbildung des Labyrinthes beim Hummer. Diese Tatsache weist darauf hin, daß die sekretorischen Prozesse im Labyrinth beim Hummer einen größeren Umfang haben.

III. Mikroanalysen.

Um den Prozeß der Harnbildung beim Flußkrebse weiter kennenzulernen, punktierte ich nunmehr mittels Kapillarpipetten die verschiedensten Abschnitte der Antennendrüsen und bestimmte die Cl-Konzentration der auf diese Weise entnommenen Harnproben. Dabei ging ich folgendermaßen vor: Die Antennendrüsen wurden durch Öffnen des Cephalothorax von oben und Zurückschieben des Magens freigelegt. Darauf klemmte ich die entleerte Harnblase an der Stelle ab, wo sie dem Nephridialkanal ansitzt, und schob sie dann seitwärts. Dadurch waren Cölogsäckchen, Labyrinth und einzelne Teile des Nephridialkanales der Untersuchung zugänglich. Ich führte nun die Kapillarpipetten, die mit einem Gummiballon zum Ansaugen versehen waren, mittels eines Manipulators z. B. an das Cölogsäckchen heran und stach dann in die deutlich sichtbaren, inneren Hohlräume der Drüse unter dauernder Kontrolle mit dem Binokular ein. Zwecks besseren Einstechens in das weiche, nachgiebige Gewebe waren die Kapillaren vorher in der Art von Injektionsnadeln spitz geschliffen. Der äußere Durchmesser der Kapillaren betrug 80–100 μ , während die Lumina der angestochenen Drüsenabschnitte einen Durchmesser bis zu 500 μ hatten. Die so mit Hilfe der Kapillaren entnommenen Harnproben wurden auf ein Stück Cl-freies Filtrierpapier von ungefähr 1,5 qcm Fläche gebracht. Um die bei einer Bestimmung zur Untersuchung gelangenden Harnmengen zu vergrößern, wurden stets mehrere Drüsen (meist 2) nacheinander punktiert und die so entnommenen Flüssigkeitsmengen auf ein und dasselbe Filtrierpapierstück gebracht. Das Papier befand sich in einem Wägegläschen, dessen Gewicht mit dem trocknen Filtrierpapier vorher bestimmt war. Das nun festgestellte Mehrgewicht ergab das Gewicht der entnommenen Flüssigkeitsmenge, in der jetzt der Cl-Gehalt nach der VOLHARDSchen Methode bestimmt wurde. Das Papier wurde herausgenommen, in ein Titriergläschen gegeben und mit destilliertem Wasser extrahiert. Nach Entfernen des

Filtrierpapieres wurde das Cl mit n/200 Silbernitrat in salpetersaurer Lösung gefällt. Die möglicherweise enthaltenen organischen Bestandteile wurden mit Wasserstoffsuperoxyd unter Erwärmen im Wasserbad zerstört. Der Überschuß an Silbernitrat wurde dann mit der von REHBERG konstruierten Mikrobürette nach Überschichtung mit Äther und unter Durchleiten von Stickstoff mit n/20 bzw. n/40 Ammoniumrhodanid zurücktitriert. Um die Genauigkeit der Methode zu überprüfen, führte ich gleichzeitig Makro- und Mikrobestimmungen an ein und derselben Blutflüssigkeit aus. Außerdem wurde die Flüssigkeitsmenge bei der Mikrobestimmung variiert und einmal das Filtrierpapier in der Lösung gelassen, das andere Mal herausgenommen. In einigen Fällen wurden die Mikrobestimmungen auch ohne vorherige Veraschung der etwa vorhandenen organischen Bestandteile durchgeführt (s. Tabelle 1). Die Übereinstimmung zwischen Makro- und Mikrobestimmung ist also sehr gut. Ebensolche Mikrobestimmungen wurden mit dem aus der Harnblase entnommenen Harne durchgeführt. Es sei noch erwähnt,

daß neben jeder Analyse des aus den einzelnen Drüsenabschnitten entnommenen Harnes zur Kontrolle eine Mikroanalyse des Blutes vom gleichen Tiere gleichzeitig vorgenommen wurde.

Bei den Entnahmen aus dem Cölomsäckchen fand ich in der Flüssigkeit einen Cl-Gehalt z. B. von 7,1 mg/g gegenüber 6,9 mg/g im Blut. Dieser Cl-Gehalt des Blutes und des primären im Cölomsäckchen gebildeten Harnes stimmen also einigermaßen überein. Die dem Labyrinth entnommene Flüssigkeit enthielt im Durchschnitt 7,4 mg/g Cl. Ihr Gehalt an anorganischen Salzen ist also noch annähernd der gleiche wie im Blut. Der bei einigen Proben etwas höhere Cl-Gehalt (s. Tabelle 2) ist ohne weiteres durch die Annahme einer gewissen Wasserrückresorption im Labyrinth zu erklären. Außerdem führte ich noch Cl-Bestimmungen des Kanallumeninhaltes aus dem weißen Endteil des Labyrinthes und aus dem Überleitungskanal zum Nephridialkanal aus. Auch hier war der Cl-Gehalt der entnommenen Proben gleich dem des Blutes (s. Tabelle 2). In der Flüssigkeit des Nephridialkanales war der Cl-Gehalt nur noch 3,2 mg/g im Durchschnitt. Diese Werte beziehen sich auf den Mittelteil des Nephridialkanales. Eine Punktierung des Endteiles konnte nicht vorgenommen werden, da dieser vom Cölomsäckchen verdeckt war. Es muß aber in diesem Teil noch eine weitere Herabsetzung des Harnes an Chlorid stattfinden. Der durch Punktierung der Endblase

Tabelle 1. Kontrollbestimmungen (Makro- und Mikrobestimmungen des Blutes von ein und demselben Tier).

Makrobestimmung		Mikrobestimmung	
Flüssigkeitsmenge in cem	Cl-Gehalt mg/g	Flüssigkeitsmenge in mg	Cl-Gehalt mg/g
1	7,19	9,1	7,2
1	7,02	8,8	7,1
1	7,19	7,5	7,2
1	7,05	0,7	7,2
Mittelwert:			7,2

entnommene Harn hatte einen Cl-Gehalt von 0,41 bzw. 0,38 mg/g (s. Tabelle 2). Diese Werte stimmen mit denen gut überein, die SCHOLLES bei seinen Makroanalysen des von außen abgesaugten Harnes fand.

Zusammenfassend wäre also festzustellen: Aus den Bestimmungen des Cl-Gehaltes des Harnes in den einzelnen Abschnitten der Antennendrüse des Flußkrebse geht hervor, daß der im Cölomsäckchen gebildete „primäre Harn“ tatsächlich ein Blutfiltrat ist, und daß erst im Nephridialkanal durch Rückresorption von Chloriden die typische Endkonzentration des Harnes entsteht. Die geringen im Labyrinth beobachteten Konzentrationserhöhungen (von 7,0 auf 7,5 mg/g Cl) lassen vielleicht

Tabelle 2. Cl-Mikroanalysen des mittels Kapillarpipetten aus den einzelnen Abschnitten der Antennendrüsen von *Potamobius fluviatilis* entnommenen Harnes¹.

Blut	Cölom-säckchen	Labyrinth, grüner Hauptteil	Labyrinth, weißer Endteil	Transparen-ter Kanal	Nephridial-kanal	Harn-blase
mg Cl/g	mg Cl/g	mg Cl/g	mg Cl/g	mg Cl/g	mg Cl/g	mg Cl/g
7,1	6,8	7,7	7,7	6,3	2,5	0,36
7,1	6,9	7,6	7,7	7,8	3,3	0,32
6,7	7,4	6,7	8,1	6,5	2,9	0,33
6,8	6,9	6,6	7,9		3,8	0,46
7,1	7,1	7,6	7,2		3,1	0,41
6,9		8,3	6,5		3,6	0,38
7,0	7,0	7,4	7,5	6,9	3,2	0,38

auf eine gewisse Wasserrückresorption in diesen Teilen des Labyrinthes schließen.

IV. Atmungsmessungen.

Um noch in anderer Weise einen Einblick in die Art der Harnbereitung beim Flußkrebse zu erhalten, habe ich noch einige Messungen über den Sauerstoffverbrauch des ganzen Tieres, sowie der beiden Antennendrüsen vorgenommen. SCHWABE (1933) hatte bereits festgestellt, daß Flußkrebse, die in blutisotonisches Salzwasser (S 15‰) gebracht wurden, im Laufe einiger Tage einen geringeren Sauerstoffverbrauch zeigten, der sich zum Schluß bis zu 40‰ von dem Verbrauch im Süßwasser unterschied. Da HERRMANN (1931) nachgewiesen hat, daß die Harnproduktion der Flußkrebse in Brackwasser von 15‰ Salzgehalt annähernd sistiert, liegt es nahe, den geringen Sauerstoffverbrauch der Krebse im Brackwasser auf Grund der Herabsetzung der Nierentätigkeit in diesem Medium zu erklären.

Bei meinen Untersuchungen brachte ich die Versuchstiere erst in blutisotonisches Salzwasser und ließ sie darin 14 Tage zwecks Anpassung. Darauf bestimmte ich mit der gleichen Methode wie SCHWABE (WINKLER)

¹ Analysierte Flüssigkeitsmengen zwischen 1,5 und 8,5 mg.

den Sauerstoffverbrauch des ganzen Tieres in Brackwasser (15⁰/₀₀ Salzgehalt). Hatte sich der Krebs an die Strömungsapparatur gewöhnt, und waren die gefundenen Sauerstoff-Verbrauchswerte konstant, dann wurde plötzlich Süßwasser zugeleitet. In Abständen von je einer halben Stunde bestimmte ich dann den Sauerstoffverbrauch in Süßwasser.

In den ersten beiden Stunden war der Sauerstoffverbrauch noch geringer als in Salzwasser von 15⁰/₀₀. Diese Herabsetzung möchte ich auf eine Schädigung des Krebses durch den plötzlichen osmotischen Wassereinstrom in Süßwasser zurückführen. In den beiden nächsten Stunden stieg der Sauerstoffverbrauch rapide an bis zum zweieinhalbfachen der Werte in Salzwasser von 15⁰/₀₀. An den beiden folgenden Tagen ging der Sauerstoffverbrauch langsam zurück, um dann konstant zu bleiben. Er war aber dann immer noch um 40 % höher als bei Krebsen, die in blutisotonischem Salzwasser gehalten wurden. Durch diese Messungen sind also die gleichartigen Ergebnisse der Untersuchungen von SCHWABE bestätigt worden.

Nunmehr versuchte ich den Sauerstoffverbrauch der isolierten Nieren und einzelner Nierenabschnitte des Flußkrebse mit Hilfe des WARBURGSchen Apparates in Lösungen von 14⁰/₀₀ und 20⁰/₀₀ Salzgehalt zu bestimmen.

Die Antennendrüsen wurden zu diesem Zwecke herausgenommen und sogleich in Gefäße mit der Versuchslösung gebracht. Dann schnitt ich die Drüsen in Stücke von ungefähr 3 qmm Fläche und 1 mm Dicke zurecht. Von diesen Teilen bestimmte ich 2 Stunden lang (pro 10 Min. eine Ablesung) den Sauerstoffverbrauch bei Zimmertemperatur (s. Tabelle 3). Die Versuchslösungen waren unter Berücksichtigung der Blutanalysen von SCHOLLES (1933) folgendermaßen zusammengesetzt: In 100 Liter destilliertem Wasser waren gelöst: 67 g KCl; 4178,5 g NaCl; 52,5 g MgCl₂·6 H₂O; 66 g MgSO₄·7 H₂O; 145 g CaCl₂·6 H₂O.

Die isolierten Antennendrüsen hatten in blutisotonischer Lösung (S 14⁰/₀₀) einen doppelt so hohen Sauerstoffverbrauch wie in einer

Tabelle 3. Sauerstoffverbrauch der Antennendrüsen und von Gewebestücken der Mitteldarmdrüse und der Muskulatur von *Potamobius fluviatilis* in Lösungen von 14⁰/₀₀ und 20⁰/₀₀ Salzgehalt.

Salzgehalt in ‰	Antennen- drüse O ₂ ccm/g · h	Mitteldarm- drüse O ₂ ccm/g · h	Muskel Schwanz O ₂ ccm/g · h	Muskel Schere O ₂ ccm/g · h
20	1,414 1,353	0,935	0,191	0,087
14	2,569 2,513	1,738 1,535	0,669 0,608	0,423 0,368

Herabsetzung des Sauerstoffverbrauches in Lösungen von S 20⁰/₀₀.

Lösung von 20‰ Salzgehalt. Der Salzgehalt von 20‰ entspricht der Blutkonzentration von Krebsen, die sich an ein Außenmedium von 15‰ Salzgehalt angepaßt hatten. Gleichzeitig untersuchte ich die Atmung von Gewebestücken der Mitteldarmdrüse und der Muskulatur (Schwanz und Schere). Auch bei ihnen zeigte sich eine bedeutende Herabsetzung der Atmung in der höheren Salzkonzentration (S 20‰) (s. Tabelle 3).

Aus diesen Ergebnissen geht also hervor, daß der geringere Sauerstoffverbrauch des Gesamttieres in einem Außenmedium von 15‰

Tabelle 4. Sauerstoffverbrauch der einzelnen Nierenabschnitte der Antennendrüsen von *Potamobius fluviatilis* in Lösungen von 14‰ Salzgehalt.

Labyrinth	Nephridialkanal	Erhöhung der Atmung des Nephridialkanals, im Vergleich zum Labyrinth, in %	Cölo-säckchen
O ₂ ccm/g · h	O ₂ ccm/g · h		O ₂ ccm/g · h
2,101	2,732	+ 30	
2,093	3,184	+ 52	
2,208	2,396	+ 8,5	
*2,467	2,630	+ 6,6	1,182
*2,709	2,837	+ 5	
*2,921	3,596	+ 23	
*4,395	4,623	+ 5	2,024
3,686	5,485	+ 49	
*2,485			1,860

* Leuchtend grüne Labyrinth (stärkere Atmung).

der Summe der verbrauchten Sauerstoffmengen von den einzelnen, isolierten Drüsenabschnitten. Es muß noch erwähnt werden, daß die untersuchten Antennendrüsen sich schon rein äußerlich durch ihr Aussehen unterschieden. Ich fand solche mit leuchtend grünem Labyrinth und solche mit mattem gelbgrünem Labyrinth. Dieses verschiedene Aussehen der Labyrinth dürfte meines Erachtens infolge mehr oder weniger starker Bildung und Anhäufung von Exkreten im Zellinnern bedingt sein. Es stellte sich nun heraus, daß die leuchtend grünen, besonders stark mit Exkreten gefüllten Labyrinth im allgemeinen einen etwas höheren Sauerstoffverbrauch hatten. In jedem Fall übertraf aber der Sauerstoffverbrauch der Labyrinth den des Cölo-säckchens. Der Nephridialkanal zeigte in allen Fällen einen Verbrauch, der höher war, als bei den anderen Abschnitten derselben Drüsen. Im Vergleich zum Labyrinth war der Sauerstoffverbrauch des Nephridialkanals bis zu 50% höher (s. Tabelle 4). Das bedeutet also, daß der Nephridialkanal pro Gewichtseinheit die gleiche und häufig sogar noch eine größere Arbeit zu leisten hat.

Salzgehalt nicht allein auf den Rückgang der Tätigkeit der Antennendrüsen zurückzuführen ist. Bei den nun folgenden Untersuchungen der verschiedenen Abschnitte der Antennendrüsen in blutisotonischen Lösungen sollte gefunden werden, welcher Teil den höchsten

Sauerstoffverbrauch hat und damit die größte Arbeitsleistung aufweist. Der Sauerstoffverbrauch der Gesamtdrüse war stets gleich

Vergleichen wir nun den Sauerstoffverbrauch der an der Harnbildung beteiligten drei Hauptabschnitte der Nierenorgane des Flußkrebse, so fällt auf, daß das Cölomsäckchen den niedrigsten Sauerstoffverbrauch hat. Diese Tatsache stimmt mit unserer Annahme überein, nach der das Cölomsäckchen bei der Harnbereitung keine wesentliche Arbeit zu leisten hat. Es ist gut denkbar, daß die Bildung des primären Harnes in dem Cölomsäckchen durch Filtration des Blutes ohne Energieverbrauch stattfindet. In einer Lösung von 20⁰/₀₀ Salzgehalt war der Sauerstoffverbrauch vom Nephridialkanal herabgesetzt, er war dann geringer oder gleich dem Verbrauch des Labyrinthes in derselben Lösung. Gegenüber dem Sauerstoffverbrauch in einer Lösung von 14⁰/₀₀ Salzgehalt war er bei beiden annähernd um die Hälfte herabgesetzt (s. Tabellen 4 und 5).

Zusammenfassend wäre auf Grund der bisherigen Ergebnisse festzustellen, daß nach Überführung von Flußkrebsen aus Süßwasser in Brackwasser von 15⁰/₀₀ Salzgehalt nicht nur die Harnbildung herabgesetzt wird, sondern daß gleichzeitig auch die Gesamtatmung und insbesondere der Sauerstoffverbrauch der Nierenorgane abnimmt. Innerhalb der Nieren scheint der Nephridialkanal die relativ größte Herabsetzung des Sauerstoffverbrauches unter diesen Umständen aufzuweisen.

Tabelle 5. Sauerstoffverbrauch der einzelnen Nierenabschnitte der Antennendrüsen von *Potamobius fluviatilis* in Lösungen von 20⁰/₀₀ Salzgehalt.

Salzgehalt in ‰	Labyrinth O ₂ cm/g · h	Nephridial- kanal O ₂ cm/g · h
20	1,473	0,941
	1,449	
20	1,611	1,576
	1,639	
	1,498	1,488
20	2,011	1,414
	1,858	
	1,363	1,346

Tabelle 6. Verhältnis des Lebendgewichtes des ganzen Flußkrebse zum Gewicht der isolierten Antennendrüsen. Verhältnis des Gesamtsauerstoffverbrauches des ganzen Krebse zum Gesamtsauerstoffverbrauch der beiden Antennendrüsen.

Gewicht des ganzen Krebse in g	Gewicht der beiden Anten- nendrüsen in g	Verhältnis	O ₂ -Verbrauch des ganzen Krebse in cm/h	O ₂ -Verbrauch der beiden Antennen- drüsen in cm/h	Verhältnis
26,7	0,121	1	1,10	0,042	1
		230			23
31,3	0,156	1	1,10	0,050	1
		200			22
35,5	0,148	1	1,35	0,061	1
		240			22
46,6	0,180	1	1,44	0,056	1
		255			25
Mittelwert:		1			1
		230			23

Zum Abschluß meiner Untersuchungen bestimmte ich noch das Verhältnis des Lebendgewichtes des ganzen Krebses zum Gewicht der beiden Antennendrüsen und verglich das Verhältnis dieser Werte mit dem Verhältnis des Sauerstoffverbrauches des Gesamttieres zum Sauerstoffverbrauch der isolierten Nieren. Während das Gewicht der Antennendrüsen nur rund $1/230$ des Gesamtlebendgewichtes des Krebses beträgt, ist der Verbrauch an Sauerstoff der Drüsen dagegen $1/23$ des Gesamtsauerstoffverbrauches (s. Tabelle 6). Dies ist wiederum ein Beweis für die relativ große Arbeitsleistung der Antennendrüsen beim Flußkrebse.

C. Besprechung der Ergebnisse und Theorie der Harnbildung.

Bau und Funktion der Nierenorgane des Flußkrebse und des Hummers stellen sich auf Grund der oben mitgeteilten Untersuchungen folgendermaßen dar: Das reich mit Blutkapillaren durchsetzte *Cölomsäckchen* liefert den primären Harn in Form eines Blutfiltrates. Die Menge dieses Filtrates scheint in Beziehung zum Blutdruck zu stehen. Denn bei normalem Blutdrucke beobachtete ich, daß ein Teil der Blutkapillaren kollabiert war. Erst bei erhöhtem Blutdrucke trat das ganze Blutkapillarennetz gleichzeitig hervor. Neben dieser Filtratbildung dürfte im *Cölomsäckchen* nur eine geringe Ausscheidung von den Stoffen vor sich gehen, die als Einschlüsse in den Vakuolen der Epithelzellen zahlreich vorhanden sind. Andere Autoren (z. B. MARCHAL, 1892) vermuten, daß sie, im Innern von sich abschnürenden Zellteilen, in den primären Harn gelangen und von diesem weggeschwemmt werden. In dem schwammartigen grünen *Labyrinth* erfährt dieser primäre Harn eine weitere Veränderung durch Beigabe grünlich gefärbter Stoffwechselprodukte. Der drüsenartige Bau der Epithelzellen des Labyrinthes, sowie die Stäbchenstruktur des Zellplasmas und die zu einem Porensaum umgewandelte apikale Zellmembran, aus der sehr zahlreiche Sekretblasen hervortreten, lassen deutlich erkennen, daß hier exkretorische Vorgänge sich vollziehen. Dazu tritt noch die Tatsache, daß im Zellplasma zahlreiche granuläre Einschlüsse, die als Exkrete anzusehen sind, in vakuolenartigen Blasen angetroffen werden. Man kann das Eindringen dieser Exkrete in die Zelle, ihre Konzentrierung zu größeren Einschlüssen in Vakuolen um den Kern herum und dann ihre Ausscheidung durch den Porensaum gut beobachten. GRABOWSKA (1930) fand einen gut ausgebildeten GOLGI-Apparat um den Kern zwischen diesen Einschlüssen. Er scheint meines Erachtens sich am Sekretionsvorgang zu beteiligen, wenn auch nur zur Konzentrierung der Exkrete. Neben dieser Sekretion soll nach den Angaben von GICKLHORN (1932) noch eine Rückresorption von Wasser in einem bestimmten Teil des Labyrinthes vor sich gehen. Bei seinen Untersuchungen mit Alizarinlösungen der einzelnen Abschnitte der Antennendrüsen des Flußkrebse differenzierte sich ein bestimmter Abschnitt des Labyrinthes heraus. Außerdem fand er mit Hilfe von

Potentialmessungen, daß das Labyrinth merklich negativer (gegenüber Wasser) ist als die übrigen Abschnitte der Krebsniere. Er ist der Ansicht, daß diese Beobachtungen den Schluß zulassen, „daß an eben dieser Stelle die stärkste Rückresorption von Wasser erfolgt, und mit dem Wasser auch jener Salze, welche ausgesprochen kathodische Wanderungsrichtung erkennen lassen“ (KELLER, 1932, S. 260). Aus meinen Cl-Analysen geht hervor, daß eine gewisse Rückresorption von Wasser im Labyrinth stattfindet, daß aber von einer Rückresorption von anorganischen Salzen im Labyrinth keine Rede sein kann. Es ist auch denkbar, daß diese geringe Rückresorption von Wasser und insbesondere von organischen Verbindungen (Glukose usw.) in dem weißen, von grünen Exkreten freien Endteil des Labyrinthes stattfindet; denn das histologische Bild der Zellen dieses Abschnittes zeigt, wie oben erwähnt, einen intakten Porensaum und keinerlei Anzeichen irgendwelcher sekretorischer Tätigkeiten. Der reich mit Exkreten beladene Harn gelangt aus dem Labyrinth ohne weitere Veränderungen durch den transparenten Kanal in den *Nephridialkanal*. Morphologisch auffallend sind bei diesem Nierenteil besonders die zahlreichen Vorwölbungen des Epithels in das Kanallumen, und im zweiten Abschnitt des Nephridialkanales die in den Epithelzellen hauptsächlich an der Basis ausgebildete Stäbchenstruktur. Die Cl-Analysen des Kanalinhaltcs ergaben, daß der komplizierten morphologischen Struktur in diesem Teil eine entsprechende große Veränderung des primären Harnes zur Seite steht. Der noch blutisotonische primäre Harn wird in diesem Teile der Hauptmenge seiner für den Flußkrebis noch lebensnotwendigen anorganischen Salze beraubt. Der Vorgang der Rückresorption in diesem Abschnitt macht ohne weiteres seine besondere morphologische Struktur verständlich. Der damit fertige Harn wird in der daran anschließenden *Blase* nur gesammelt und nicht mehr verändert. Die Ergebnisse der Atmungsmessungen zeigen in Übereinstimmung mit der Theorie, nach welcher die hauptsächlich Energie verbrauchenden Prozesse der Harnbildung im Labyrinth und Nephridialkanal vor sich gehen, daß auch diese Teile den größten Energieverbrauch aufweisen. — Diese Theorie der Harnbildung beim Flußkrebis ist aber nicht nur auf die Ergebnisse der morphologischen und physiologischen Untersuchung der Flußkrebisniere aufgebaut; sie erfährt eine weitere Unterstützung durch den Vergleich der Nierenorgane des Flußkrebises mit denen des marinen Hummers. Beim Hummer, der einen blutisotonischen Harn ausscheidet, fehlt der Nephridialkanal, dessen Rückresorptionsfunktion dadurch eindeutig bewiesen ist, vollständig. Dadurch wären bei einem Wirbellosen, dessen Nierenorgane auf den ersten Blick einen völlig aberranten Bau aufweisen, die gleichen Harnbildungsprozesse nachgewiesen, die uns von den Wirbeltieren her bekannt sind. Auch bei der Niere der Wirbeltiere werden Filtration, Sekretion und Rückresorption als die wesentlichen Stadien im Prozesse der Harn-

bildung genannt. Ich will nun zu zeigen versuchen, daß den gleichen physiologischen Teilprozessen bei der Harnbildung auch gewisse Übereinstimmungen in dem Bau der Nierenorgane der Wirbeltiere und des Flußkrebsses entsprechen.

Die *Glomeruli* der Wirbeltierniere entsprechen in ihrer Gesamtheit dem Blutkapillarennetz des Cölomsäckchens des Flußkrebsses. Sie liefern nach RICHARDS (1924) ein eiweißfreies, aber Glukose enthaltendes Blutfiltrat, dessen Menge sehr groß und abhängig vom jeweiligen Blutdrucke ist. (HÖBER, 1930.) Eine Steigerung des Blutdruckes bewirkt neben der Erhöhung der Anzahl der in Tätigkeit tretenden Glomeruli eine Vergrößerung der einzelnen Glomerulischlingen. Auf die gleichen Vorgänge ist bei der Besprechung der Funktion des Cölomsäckchens des Flußkrebsses hingewiesen worden. Diesem primären Harn werden in dem *Hauptstück der Tubuli* (dem gewundenen und geraden Abschnitt bei der Säugetierniere nach PETER, 1909) Exkrete (Harnstoff usw.) beigegeben. Die Zellen des Hauptstückes zeigen wie beim Flußkrebslabyrinth eine Stäbchenstruktur des Protoplasmas (v. MÖLLENDORF, 1930; TERBRÜGGEN, 1934), sowie an der dem Kanallumen zugewandten Fläche der Epithelzellen, die von v. MÖLLENDORF (1930) und BARGMANN (1934) mit Porensaum bezeichnete Umbildung der Zellmembran. In diesen Zellen ist, wie auch beim Flußkrebs, ein gut ausgebildeter GOLGI-Apparat (bei der menschlichen Niere von TERBRÜGGEN 1934 festgestellt) anzutreffen, in dessen Maschen geformte lipoidhaltige Substanzen, hyaline Tropfen, Granuloide und Harnstoffkristalle auftreten, die zur Zellkuppe wandern und dort ausgeschieden werden. Nach TERBRÜGGEN übernimmt der GOLGI-Apparat deshalb die Rolle eines Konzentrationsorganes in der Zelle. Durch die Ausscheidung der Tropfen und festen Einschlüsse der Zelle wird der Porensaum zerstört. An einigen Stellen findet man stets einen intakten Porensaum. Ein derartiger unversehrter Porensaum ist nach der Ansicht von TERBRÜGGEN und BARGMANN (1934) „eine Phase der Resorption“. An diesen Stellen dürfte die von WHITE and SMITT (1930), RICHARDS (1932), HÖBER (1934) und ROBBINS (1934) nachgewiesene Rückresorption von Zucker, Aminosäuren, Salzen und Wasser stattfinden. Es besteht also in dem Hauptstück der Tubuli wahrscheinlich ähnlich wie im Labyrinth des Flußkrebsses neben der Sekretion eine Resorption. In den nun folgenden *anderen Abschnitten der Niere*, bei der Säugetierniere nach PETER in dem trüben und hellen Teil der Schleife und dem Schaltstück, findet die Bildung des endgültigen Harnes durch weitere Rückresorption statt. Wie beim Hauptresorptionsabschnitt (dem Nephridialkanälchen) des Flußkrebsses läßt sich auch an verschiedenen Stellen dieser Teile die als Stäbchenstruktur bezeichnete plasmatische Bildung der Zellen nachweisen. Bei *Lepidosiren paradoxa* fand BARGMANN (1934) diese Struktur in dem von ihm mit Mittelstück bezeichneten Nierenabschnitt. Bei der Säugetierniere sind diese Stäbchenstrukturen

in den dicken, trüben Teilen der HENLEschen Schleife von PETER (1927) nachgewiesen worden. Durch Rückresorption von Wasser (EKEHOEN, 1931) und Chloriden (FEYEL, 1934) soll in diesen Nierenabschnitten die typische Konzentration des Harnes zustande kommen, die von Art zu Art verschieden ist (PETER).

Bau und Funktion der Nierenorgane stehen, wie bereits gezeigt wurde, in *Beziehung zu dem Salzgehalt des Außenmediums*. Beim Hummer ist die für die Harnbildung zur Verfügung stehende Wassermenge bedeutend geringer als beim Flußkrebs, da das Innenmedium des Hummers nur ganz schwach hypertonisch gegenüber dem Außenmedium ist. Im Gegensatz zum Flußkrebs können also beim Hummer nur geringe Mengen Blutfiltrat aus dem Cölomsäckchen in die darauffolgenden Nierenabschnitte strömen. Um nun trotz dieser geringen Durchströmung der Nieren, die durch den Verschlußmechanismus beim Übergang zum Labyrinth zeitweilig noch unterbrochen werden kann, die N-haltigen Exkrete vollständig aus dem Körper nach außen schaffen zu können, ist beim Hummer der Sekretionsabschnitt der Nieren (das Labyrinth) außerordentlich viel größer als beim Flußkrebs. Außerdem fehlt beim Hummer der auf den Sekretionsabschnitt folgende, beim Flußkrebs gut ausgebildete Rückresorptionsabschnitt (das Nephridialkanälchen), da, wie schon oben gesagt, eine Rückresorption von Salzen bei dem marinen Hummer nicht notwendig ist.

Die gleichen Beziehungen zwischen dem Salzgehalt des Wohngewässers und der relativen Entwicklung der filtratorischen und sekretorischen Abschnitte der Nieren sind bei den wasserlebenden Wirbeltieren nachzuweisen (MARSHALL und SMITH, 1930). Bei den Nieren der süßwasserlebenden Dipnoer, Ganoiden, Teleostier und Amphibien sind die Filtrationsabschnitte (Glomeruli) im Verhältnis zu den Sekretionsabschnitten (Tubuli) stark entwickelt; die Nieren besitzen zahlreiche Glomeruli, und es wird dementsprechend eine große Menge eines verdünnten Harnes gebildet. Im Gegensatz dazu überwiegen bei den marinen Knochenfischen in Anpassung an die geringen (durch Trinken aufgenommenen) der Harnbereitung zur Verfügung stehenden Wassermengen die Sekretionsabschnitte; denn die Glomeruli sind zahlenmäßig und der Größe nach zurückgebildet. Eine große Anzahl stenohaliner mariner Teleostier hat sogar annähernd aglomeruläre Nieren; die ausgeschiedenen Harnmengen sind dementsprechend sehr klein.

D. Zusammenfassung.

Der Bau der *Nierenorgane (Antennendrüsen)* des Flußkrebses und des Hummers wurde verglichen. Das *Cölomsäckchen* des Flußkrebses wird von einem gut verzweigten Blutkapillarennetz durchsetzt. Die Hohlräume des Cölomsäckchens sind von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen gelbliche Einschlüsse enthalten. Das darauf-

folgende *Labyrinth* ist schwammartig gekammert. Seine Epithelzellen enthalten zahlreiche grün gefärbte Exkretkugeln. Das körnige Zellplasma weist eine Stäbchenstruktur von der Zellbasis zur Kuppe hin auf. Die apikale Membran der Labyrinthzellen ist zu einem Porensaum umgewandelt, aus dem Sekretblasen hervortreten. Im weißgrauen Endteil des Labyrinthes fehlen die grünen Exkretgranula und die Sekretblasen. An das Labyrinth schließt sich ein wenig gewundener durchsichtiger Kanal an, dessen Epithel sehr flach ist und keinerlei besondere Strukturen aufweist. Die beiden weiteren Abschnitte — als *Nephridialkanal* bezeichnet — zeigen zahlreiche Vorwölbungen ihres Epithels in das Kanallumen und sind reich mit Blutlakunen durchsetzt. Im zweiten Abschnitt ist besonders an der Basis der hier etwas höheren Epithelzellen eine Stäbchenstruktur im Plasma ausgebildet. — Die *Harnblase* hat ein einfaches Epithel ohne jede besondere Struktur.

Unterschiede zwischen den Ausscheidungsorganen des süßwasserlebenden Flußkrebse und des marinen Hummers bestehen folgende:

Cölomsäckchen und Labyrinth werden beim Hummer, nicht aber beim Flußkrebs, durch einen ventilartigen Verschlußmechanismus getrennt. Das Labyrinth ist beim Hummer bedeutend größer als beim Flußkrebs, bei dem es nur rindenförmig die übrigen Nierenabschnitte umgibt. Beim Hummer fehlt der beim Flußkrebse weitgehend differenzierte Nephridialkanal.

Die einzelnen Nierenabschnitte wurden mit Hilfe von Mikropipetten punktiert und der Cl-Gehalt der erhaltenen Harnflüssigkeit analysiert. Aus den Ergebnissen dieser Analysen geht hervor: Im Cölomsäckchen wird ein blutisotonisches Filtrat gebildet. Der Inhalt des grünen Labyrinthes besitzt annähernd noch die gleiche Cl-Konzentration wie das Blut. Erst im Nephridialkanal nimmt der Cl-Gehalt des primären Harnes ab. In der Sammelblase erleidet der Harn keine weiteren Veränderungen. Sein Cl-Gehalt ist der des zur Ausscheidung gelangenden Harnes.

Bestimmungen des Sauerstoffverbrauches ganzer Flußkrebse, der Nierenorgane, einzelner Nierenabschnitte und von Gewebestücken der Mitteldarmdrüse und der Muskulatur wurden in Lösungen von 14‰, 15‰ und 20‰ Salzgehalt vorgenommen. In blutisotonischem Brackwasser ist nicht nur die Harnbildung reduziert, sondern auch der Sauerstoffverbrauch der Nierenorgane und der der anderen Gewebe (Muskulatur, Mitteldarmdrüse) herabgesetzt.

Das Gewicht der beiden Antennendrüsen des Flußkrebse beträgt rund 1/230 des Gesamtgewichtes, während der Sauerstoffverbrauch der Antennendrüsen 1/23 des Gesamtsauerstoffverbrauches ausmacht.

Fußend auf die mitgeteilten Ergebnisse wurde eine Theorie der Harnbereitung aufgestellt. Die Antennendrüsen des Flußkrebse und des Hummers wurden mit den Nieren der Wirbeltiere verglichen. Die gleichen Prozesse (Filtration, Sekretion und Rückresorption) lassen sich in der

Niere der untersuchten Krebse ebenso wie in der Wirbeltierniere nachweisen.

Der Salzgehalt des Außenmediums hat bei Krebsen und Fischen prinzipiell gleiche Wirkung auf den Bau und die Funktion der Nierenorgane.

Literaturverzeichnis.

- Bargmann, W.:** Untersuchungen über Histologie und Histophysiologie der Fischniere I. Z. Zellforsch. 21, H. 3, 387—411 (1934). — **Bayliss, L. E. and Arthur M. Walker:** The electrical conductivity of glomerular urine from the frog and from *Necturus*. J. of biol. Chem. 87 (1930). — **Bieter, R. N. and A. D. Hirschfelder:** Further observations on relation of glomerular funktion to phenolsulphonephthalein excretion in frog's kidney. Proc. Soc. exper. Biol. a Med. 23, 798—801 (1924). — The excretion of dyes and other substances in the frog's kidney, and its bearing upon the theories of renal funktion (secretion). Amer. J. Physiol. 68, 326—337. — **Boivin, A.:** Contribution à l'étude de la sécretion urinaire chez les crustacés. C. r. Soc. Biol. Paris 102. — **Buddenbrock, W. v.:** Grundriß der vergl. Physiologie. Berlin 1924—1928. — **Burian, A. u. A. Muth:** Die Exkretion (Crustaceen). Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie, Bd. 2, 2, S. 633—695. 1924. — **Cannon, H. G.:** Segmental excretory organs of fresh water Ostracods. Philos. trans. Soc. Lond. B 214 (1926). — **Damboviceanu, A.:** Modifikations physico-chimiques du plasma d'*Astacus fluviatilis* au moment de la mue. C. r. Soc. Biol. Paris 100, 900—902 (1929). — **Edwards, J. Graham and Charles Schmitter:** The renal unit in the kidney of vertebrates. Amer. J. Anat. 53, 55—87 (1933). — **Ekehorn, G.:** On the Principles of Renal Funktion. Acta med. scand. (Stockh.) 36, Suppl. (1931). Die Glomerulopunktionsmethode. Virchows Arch. 286 (1932). — Einige allgemeinen Bemerkungen zu den verschiedenen Auffassungen über die Grundzüge der Nierenfunktion. Virchows Arch. 286 (1932). — **Feyel, Pierre:** Constitution de la cellule excrétrice rein des batraciens glande verte de l'écrevisse. Bull. Soc. Anat. Paris 1929, No 18, 237—240. — Sur la constitution de la cellule renale. Bull. Soc. zool. France 54, 146. — Sur l'existence et la rôle de cellules spéciales dans le segment intermédiaire et le tube de Bellini du rein chez la souris (Maus). C. r. Soc. Biol. Paris 115, 1148—1151 (1934). — **Fischer, Ed.:** Recherches histophysiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Archives Anat. microsc. 21, 255—311 (1925). — **Freemann, Benjamin, A. E. Livingston and A. N. Richards:** A second series of quantitative estimations of the concentration of chlorides in glomerular urine from frogs. J. of biol. Chem. 87 (1930). — **Gérard, P.:** Zur Histophysiologie der Krötenniere nach Arterienligatur. C. r. Soc. Biol. Paris 109, 57—59 (1932). — **Gérard, P. et R. Cordier:** Sur l'existence dans le tube contourné du rein des anoures, de segments distincts. C. r. Soc. Biol. Paris 108, 799—811 (1931). — **Gicklhorn, J.:** Die Vitalfärbung als histo-physiologische Methode bei Wirbellosen. Arch. exper. Zellforsch. 1 (1925). — Bau und Funktion der Exkretionsorgane von *Cyclops strenuus* Fischer. Z. Zool. 137, 120—149 (1930). — Elektive Vitalfärbungen im Dienste der Anatomie und Physiologie der Exkretionsorgane von Wirbellosen (Cladoceren). Protoplasma (Berl.) 13, 707—724 (1931). — **Giesbrecht, W.:** Exkretionsorgane der Crustaceen. Langs Handbuch der Morphologie der Wirbellosen, Bd. 4. 1913. — **Grabowska, Zofja:** Bourgeonnement nucléaire dans l'épithélium de la glande verte chez l'écrevisse (*Potamobius astacus* L.). C. r. Soc. Biol. Paris 103, 847—850 (1930). — Constituants plasmatiques (appareil de Golgi et vacuome) de la glande verte chez l'écrevisse (*Potamobius astacus* L.). C. r. Soc. Biol. Paris

103, 850—852 (1930). — **Grobbe, W.:** Die Antennendrüsen der Crustaceen. Arb. zool. Inst. Wien 3, 93—110 (1880). — **Höber, Rudolf:** Harn, Harnbildung, Harnentleerung. Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 5. Aufl., S. 283—293. 1930. Beweis selektiver Sekretion durch die Tubulusepithelien der Niere. Pflügers Arch. 224, 72—79 (1930). — Stillstand der Harnbildung durch Narkoticum oder Cyanidkonzentrationen. Pflügers Arch. 226, 164—170 (1930). — Über die Kreatininausscheidung durch die Froschniere. Pflügers Arch. 230, 327—331 (1932). — Über die Ausscheidung von Zuckern durch die isolierte Froschniere. Pflügers Arch. 233, 181—198 (1934). — **Höber, R. u. Arnold Meirowsky:** Über die Ausscheidung lipidunlöslicher Säurefarbstoffe durch die Froschniere. Pflügers Arch. 230, 327—331 (1932). — **Heidenhain, R.:** Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. mikrosk. Anat. 10, 1—50 (1874). — **Herrmann, Fr.:** Über den Wasserhaushalt des Flußkrebsses (*Potamobius astacus*). Z. vergl. Physiol. 14, H. 3, 479—524 (1931). — **Kalmus, Hans:** Untersuchungen über die Atmung des Flußkrebsses: *Potamobius astacus* L. Z. vergl. Physiol. 12, 725—759 (1930). — **Keller, R.:** Die Elektrizität der Zelle, S. 243—274. J. Kittls Nachf. 1932. — **Knudsen, M.:** Hydrographische Tabellen. Hamburg 1901. — **Kowalevsky, W.:** Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Zbl. 7, 33 (1889). — **Kryszczyński, E.:** Über die Resorption von mineralischen Bestandteilen in der Vogelkloake. Bull. internat. Acad. pol. Sci., Cl. Sci. math. et natur. B 2, No 7—10, 681—702 (1932). — **Lascano-Gonzalez, I. M.:** Gibt es Sekretionserscheinungen an den Epithelien der Harnkanälchen? Klin. Wschr. 1933 I, 662/663. — **Marchal, P.:** Sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Archives de Zool., X. s. 12, 57—275 (1892). — **Marshall, Jr. E. K. and Homer W. Smith:** The glomerular development of the vertebrate kidney in relation to habitat. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 59, 135—153 (1930). — **Meisenheimer, J.:** Die Exkretionsorgane der wirbellosen Tiere I. Erg. Zool. 2 (1910). — **Möllendorf, W. v.:** Darf die Niere im Sinne der Sekretionstheorie als Drüse aufgefaßt werden? Münch. med. Wschr. 1922, 1069—1072. — Anatomie der Nierensysteme. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 4, S. 183—232. — **Noll, A.:** Die Exkretion der Wirbeltiere. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 2, 2, S. 760—900. 1924. — **Nussbaum, M.:** Über den Bau und die Tätigkeit von Drüsen. Arch. mikrosk. Anat. 27, 442—480. — **Okkels, Harold:** Lokale Einflüsse auf den Blutfluß im Glomerulus der Froschniere. Pflügers Arch. 232, 741, 742 (1932). — **Parat, Maurice et Pierre Feyel:** Structure cytologique du rein antennaire (glande verte) de l'Ecrevisse. *Potamobius astacus*. Archives Anat. microsc. 26 (1930). — **Pineussen, L.:** Mikromethodik. Leipzig 1930. — **Rehberg, Paul Br.:** The Determination of Chlorine in Blood and Tissues by Mikrotitration. Biochemic. J. 20, Nr 3, 483—485 (1926). — **Richards:** A simple instrument for micro-manipulations. J. of biol. Chem. 87 (1930). — **Richards and John B. Barnwell:** Experiments concerning the Question of Sekretion of Phenolsulphonephthalein by the Renal Tubule. Proc. roy Soc. B 102, Nr B 714, 72—91 (1927). — **Richards, J. Bordley and J. P. Hendrix:** The concentration of creatinine in glomerular urine from frogs determined by an ultramicroadaptation of the Folinmethod. J. of biol. Chem. 101 (1933). — **Richards, A. N. and O. H. Plant:** Urine formation in the perfused kidney. Amer. J. Physiol. 59, 144—202 (1922). — **Richards and Arthur M. Walker:** Quantitative studies of the glomerular elimination of phenol red and indigo carmine in frogs. J. of biol. Chem. 87 (1930). — **Robbins, Seymour u. Maria L. Wilhelm:** Neue Versuche über Resorption und Sekretion in der Froschniere. Pflügers Arch. 232, 66—74 (1933). — **Rogenhofer, A.:** Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden und des Größenverhältnisses der Antennen- und Kieferdrüsen bei Meeres- und Süßwassercrustaceen. Arch. zool. Inst. Wien 17, 139—157 (1909). — **Schlieper, C.:** Neue Versuche über die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Sitzgsber. Ges. Naturwiss. Marburg 64, 143—156 (1929). — Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 5, 309—356

(1930). — Weitere Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen dekapoder Crustaceen. Z. vergl. Physiol. **20**, 255 bis 257 (1933). — **Schlieper, C. u. F. Herrmann**: Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen dekapoder Crustaceen. Zool. Jb., Anat. u. Ontog. **52**, 624—630 (1930). — **Scholles, W.**: Über die Mineralregulation wasserlebender Evertibraten. Z. vergl. Physiol. **19**, 522—555 (1933). — **Schwabe, E.**: Über die Osmoregulation verschiedener Krebse (Malacostracen). Z. vergl. Physiol. **19**, 183—236 (1933). — **Shannon, James A.**: Absorption and excretion of water and salts by the elasmobranch fishes. IV. The secretion of exogenous creatinine by the dogfish: *Squalus acanthias*. J. cellul. a. comp. Physiol. **4**, 211—220 (1934). — **Terbrüggen, A.**: Cytologische Untersuchungen zur Frage der Nierenfunktion unter normalen und abgeänderten Verhältnissen. Virchows Arch. **290**, 574—647 (1933). — **Ter-Pogossion, A.**: Exkretionsorgane der Isopoden. Z. Naturwiss. **81** (1909). **Vejdowsky, F.**: Antennen- und Schalendrüsen der Crustaceen. Z. Zool. **69** (1901). — **Vogt, W.**: Über die Morphologie und Histologie der Antennendrüsen und der thoracalen Arthrozytenorgane der Mysiden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **24**, H. 2, 288—318 (1932). — Über die Antennendrüse von *Mysis relicta*. Zool. Jb., Anat. u. Ontog. **56**, 373—386 (1933). — **Wulff**: Physikalische, chemische und biologische Analyse des Meerwassers. Oppenheimers Tabulae Biologicae, Bd. 4, S. 538—619. 1927.

ÜBER HERZGEWICHTE UND BLUTVISKOSITÄT BEI EINHEIMISCHEN AMPHIBIEN¹.

Von
ERICH PAPPENHEIM.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 24. Mai 1935.)

Einleitendes und Technik.

Die wechselnde Größe des Herzens, des „Motors des Kreislaufes“, hat von jeher das Interesse der Forscher erregt, und schon früh hat man auf Beziehungen zwischen der Masse des Herzmuskels und der der Körpermuskulatur geschlossen. „Die Masse des Herzmuskels ist der Ausdruck der von ihm geleisteten Arbeit; sie entspricht somit... der Entwicklung der Körpermuskulatur.“ Für die Gültigkeit dieses Satzes wurden, seit W. MÜLLER ein exaktes Verfahren zur Feststellung des Herzgewichtes eingeführt hatte, zahlreiche Beweise erbracht, sowohl beim Menschen als auch bei Tieren. Bei diesen letzteren aber handelte es sich immer nur um homoiotherme Wirbeltiere, da viele dieser Untersuchungen von Medizinern gemacht wurden, die die dem menschlichen Organismus ähnlicheren Säugetiere als Versuchstiere benutzten. So hat KÜLBS bei Hunden, die übermäßige Arbeit leisten mußten, eine Vergrößerung des Herzens festgestellt. Ähnliche Experimente stellte K. SECHER² bei Ratten an: Zahme, ruhig lebende Ratten hatten ein Herzgewicht von $4,2\frac{0}{100}$, Tiere, die zwei Monate in einer Lauftrommel gelaufen waren (täglich etwa 8 km), ein solches von $5,6\frac{0}{100}$ bei gleichem Körpergewicht. Bei Vögeln stellte man einen Unterschied im Herzgewicht zwischen guten und schlechten Fliegern fest (PARROT, HESSE). Bekannt ist auch das relativ größere Herz muskelstarker Menschen.

Dagegen gab es nur spärliche Angaben über die Herzgröße der poikilothermen Wirbeltiere, der Fische, Amphibien und Reptilien. Diese Lücke wurde erst geschlossen durch R. HESSE, der in seiner Arbeit über „Die Herzgewichte der Wirbeltiere“ u. a. die Herzgröße von 157 Amphibien mitteilte; jedoch waren es nur verhältnismäßig wenig (7) Arten. Ergänzt wurden diese Untersuchungen von ZEPP, der noch für die Art *Rana arvalis* ♂, ♀ das Herzgewicht ermittelte; von den übrigen 11 Amphibienarten waren die Herzgrößen nicht bekannt.

Schon früher kamen einzelne Forscher auf Grund von Befunden aus der menschlichen Pathologie auf den Gedanken, es könne neben der

¹ Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Berlin.

² Zit. aus Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie von BETHE, BERGMANN usw., Bd. 7/1, S. 334.

Muskulararbeit auch die Beschaffenheit des Blutes und der Blutgefäße sowie die Blutmenge von Einfluß auf die Herzgröße sein. Tatsächlich findet sich bei bestimmten Krankheiten des Menschen, durch die die Widerstände in den Gefäßen vergrößert werden, eine Herzhypertrophie vor. HIRSCH gibt die Möglichkeit zu, „daß durch eine hochgradige allgemeine Arteriosklerose eine solche Erschwerung des Blutabflusses in die Kapillaren stattfinden kann, daß dadurch eine wesentliche Mehrarbeit des Herzens bedingt wird.“ Herzhypertrophie liegt auch vor bei Nephritis und Herzklappenfehlern; es kann schließlich auch eine abnorm gesteigerte Blutmenge eine Vergrößerung des Herzens beim Menschen bedingen. Obwohl wir es nun bei den Tieren nie oder fast nie mit solchen pathologischen Zuständen zu tun haben, könnte man doch der Meinung sein, daß vergleichende Herzgewichtsuntersuchungen nur bei solchen Tieren vorgenommen werden dürfen, bei denen die „Widerstände gleich“ sind, die sich der Herzarbeit entgegenstellen. Ein Maß für den Widerstand, den das Blut selbst seiner Fortbewegung entgegenstellt, bildet seine innere Reibung, seine Viskosität.

Die Aufgabe vorliegender Arbeit war es nun, einmal die Herzgewichte aller einheimischen Amphibien zu ermitteln und dann zu untersuchen, ob die Viskosität, also die innere Reibung, des Blutes in Beziehung zum Herzgewicht gebracht werden könne. Die Anregung zu dieser Untersuchung ging von Herrn Prof. Dr. RICHARD HESSE aus; ich bin ihm hierfür und für die weitere Unterstützung meiner Arbeit zu Dank verpflichtet. Desgleichen danke ich den Herren Prof. Dr. ERNST MARCUS und Dr. ERICH GRAETZ vom Zoologischen Institut und Herrn Dr. ERNST AHL vom Zoologischen Museum, deren Rat mir jederzeit zur Verfügung stand.

Ebenso wie die Herzgewichtsuntersuchungen beschränkten sich auch die Viskositätsbestimmungen fast stets auf Säugetiere, und die wenigen Viskositätswerte von Amphibien, die ich in der Literatur fand, waren außerdem mit ganz verschiedenen Viskosimetern gewonnen worden, so daß sie schwer zu vergleichen sind. TROMMSDORFF, der wohl als einer der ersten das Blut von *Rana esculenta* auf diese Eigenschaft hin untersucht hat, benutzte dazu ein Viskosimeter, bei dem das Blut durch die eigene Schwere durch eine Kapillare getrieben wurde; die Feststellung der Viskosität erfolgte durch Vergleich der Durchlaufzeiten von Blut und destilliertem Wasser. Dieser Apparat arbeitete so grob, daß zu einer Messung das Blut von mehreren Individuen nötig war. WISMAR, der erst vor kurzem seine Ergebnisse veröffentlicht hat, arbeitete mit dem HESSschen Viskosimeter: hier wird das Blut durch eine waagerechte Kapillare gesaugt, und die Durchfließvolumina von Blut und Wasser werden verglichen. Den gleichen Apparat benutzte auch ich; zur Vermeidung von Temperaturschwankungen habe ich ihn mit einem Wassermantel umgeben und die Messungen bei einer Temperatur von etwa 20° C vorgenommen. Da, wie schon HEESEN bemerkt, das Blut der Urodelen außerordentlich schnell

gerinnt, habe ich allen Tieren, auch den Anuren, zuvor 10%ige Ammoniumoxalatlösung injiziert, und zwar auf 2g Körpergewicht $\frac{1}{100}$ ccm dieser Lösung. BURTON-OPITZ gibt an, allerdings auf Grund nur eines Versuches, daß Zusatz von Oxalsäure die Viskosität erhöhe. Ich selbst habe eine Viskositätserhöhung nicht feststellen können; trotzdem habe ich bei der Gesamtberechnung diejenigen Werte unberücksichtigt gelassen, die von Tieren stammten, bei denen die Oxalsäure aus der Einstichstelle wieder ausgetreten war, was nicht selten geschah.

Das Körpergewicht wurde bis auf Zentigramm, bei sehr kleinen Tieren (Molchen) bis auf Milligramm festgestellt, das Wiegen der Herzen bis auf Milligramm, zum Teil bis auf $\frac{1}{10}$ mg durchgeführt.

Der Gang einer jeden Untersuchung gestaltete sich folgendermaßen: Nachdem die Harnblase durch Druck auf die Bauchwand oder durch Einführen einer Kanüle in die Kloake entleert und der Körper mit Fließpapier abgetrocknet war, wurde das Körpergewicht bestimmt. Darauf bekam jedes Tier eine Einspritzung von Oxalsäure in den Rückenlymphsack. Da dieser bei den Urodelen nur wenig ausgebildet ist, wurde ihnen die Lösung nach Chloroformbetäubung in die Leibeshöhle gespritzt. Nach 3 Min., während derer die Lösung sich im Blute verteilte, wurde das Tier mit Chloroform getötet. Bei dem toten Tier wurde das Herz frei präpariert (der Herzbeutel eröffnet und das Aufhängebändchen durchschnitten) und die Leibeshöhlenflüssigkeit mit Fließpapier aufgesaugt. Dann hielt ich das Tier mit dem Bauch nach unten über ein Uhrglas und machte in die Spitze des nach unten hängenden Herzens einen Einschnitt. Von dem herabtropfenden Blut wurden sofort mehrere Viskositätsmessungen vorgenommen. Die weitere Präparation des Herzens erfolgte nach dem Verfahren von W. MÜLLER und R. HESSE, ebenso die Berechnung der Verhältniszahlen und der Mittelwerte. Bei weiblichen Exemplaren wurde auch das Ovar herausgenommen und sein Gewicht vom Körpergewicht abgezogen.

In einigen wenigen Fällen habe ich auch die Leber gewogen, einschließlich der Gallenblase, aber ohne ihren Inhalt und das relative Lebergewicht in Prozenten des Körpergewichts ausgedrückt. Zur Bestimmung der Blutkörperchenzahl benutzte ich die BÜRKERSche Kammer und zählte hier je 80 Quadrate aus.

Zwecks besserer Beurteilung und Vergleichung der verschiedenen Mittelwerte wurden, wohl zum erstenmal auf diesem Gebiet, die variationsstatistischen Formeln angewandt; da, wie ich unten zeigen werde, das Herzgewicht innerhalb der Art konstant bleibt, standen dem keine Bedenken gegenüber. Selbstverständlich kann man über die Berechtigung hierzu verschiedener Meinung sein, aber worüber sind die Ansichten nicht geteilt? Bekanntlich sind alle statistischen Berechnungen anfechtbar, und trotzdem sind sie nicht zu entbehren. Da ich selber bei den Autoren die Angabe vermißt habe, nach welchen Formeln die Berechnung durch-

geführt wurde, lasse ich die meinigen hier folgen. Den mittleren Fehler der Einzelbeobachtung bezeichne ich mit m , den des arithmetischen Mittels mit M , dieses selber mit D und den Variationskoeffizienten mit V ; es ist dann:

$$m = \pm \sqrt{\frac{(x_1 - D)^2 + (x_2 - D)^2 + \dots + (x_n - D)^2}{n - 1}} \quad (1); M = \frac{m}{\sqrt{n}} \quad (2); V = \frac{m \cdot 100}{D} \quad (3),$$

wobei x der Einzelwert und n die Zahl der Einzelbeobachtungen ist; um beurteilen zu können, ob zwei Mittelwerte D_1 und D_2 tatsächlich voneinander verschieden sind oder nicht, wurde der mittlere Fehler ihrer Differenz berechnet nach der Formel:

$$M_{\text{Diff}} = \pm \sqrt{M_1^2 + M_2^2} \quad (4)$$

ist dieser größer, ebenso groß oder nur wenig kleiner als die Differenz selber, so stimmen die Mittelwerte überein, auch wenn sie rein zahlenmäßig verschieden sind.

Zur Untersuchung gelangten hinsichtlich des Herzgewichts 305 Anuren (13 Arten) und 71 Urodelen (6 Arten); die Blutviskosität wurde gemessen an 182 Anuren (13 Arten) und 15 Urodelen (2 Arten).

Damit auch die Nomenklatur zu ihrem Rechte kommt, sind in den Übersichtstabellen 10 und 12 die Arten mit ihren jetzt gültigen Namen verzeichnet; im Text jedoch habe ich die bekannten, allgemein noch üblichen Namen angewendet.

Anuren.

Innerhalb derselben Art, besser gesagt Rasse, und innerhalb desselben Geschlechtes sind sowohl Herzgewicht als auch Blutviskosität großen individuellen Schwankungen ausgesetzt. Besonders letztere variiert außerordentlich. Ich gebe in folgendem die Viskositätenwerte von 22 *Bufo calamita* ♂ und 15 *Bufo*

vulgaris ♂ wieder, welche dies deutlich machen:

Tabelle 1.

Art	Herzgewicht	Viskosität
<i>Bufo viridis</i> ♂	V = 10,23	V = 15
<i>Pelobates fuscus</i> ♂ . . .	6,25	17,8
<i>Hyla arborea</i> ♂	12,41	20
<i>Bombinator pachypus</i> ♂ .	11,0	16,4
<i>Rana ridibunda</i> ♂ . . .	10,44	13,2

3,0, 3,1 und 1,8, 1,9, 2,0, 2,0, 2,1, 2,1, 2,1, 2,1, 2,1, 2,4, 2,5, 2,6, 2,6, 2,9, 3,0. Wie man sieht, sind die Schwankungen recht beträchtlich, und dabei beträgt hier der Variationskoeffizient nur 13,6 bzw. 16,1. Tabelle 1 zeigt, daß er erheblich höher sein kann. Ganz gewaltige Differenzen fand WISMAR bei *Rana temporaria*; für Bonner Grasfrösche gibt er folgende Grenzwerte an:

♂ Max. 4,8 (♀ 4,8), Min. 4,0 (♀ 3,0) oder ♂ Max. 4,2 (♀ 3,0), Min. 3,0 (♀ 2,5); bei Davoser Fröschen betrug der Maximalwert sogar das dreifache des Minimumwertes. Bei meinen Berliner Grasfröschen fand

ich weder eine so hohe Viskosität noch so große Schwankungen: die Werte lagen hier zwischen 2,1 und 3,1. Nun sind ja Davoser Frösche mit Berlinern nicht ohne weiteres vergleichbar — die Davoser Tiere haben als Höhenbewohner wahrscheinlich eine größere Blutkörperchenzahl und dadurch die höhere Blutviskosität —, aber die Frösche aus Bonn leben wohl kaum unter anderen Bedingungen als die aus Berlin und eine Erklärung für ihre verschiedene Viskosität ließe sich schlecht geben. Leider gibt WISMAR nicht an, bei welcher Temperatur er die Messungen vorgenommen hat, und welche Werte von dem mit Hirudin ungerinnbar gemachten Blute stammen. Bei Viskositätsuntersuchungen des Blutes ist es immer angebracht, gerinnungshemmende Stoffe hinzuzusetzen und bei konstanter Temperatur zu arbeiten, denn einerseits weiß man nie, wann die Gerinnung eintritt — ihre ersten Stadien sind für uns unsichtbar — andererseits ist die relative Viskosität in hohem Grade abhängig von der Temperatur. Auch TROMMSDORFF fand mit seinem primitiven

Tabelle 2.

<i>Bufo vulgaris</i> ♂ . . .	28,65	32,60	30,29	30,01
<i>Rana esculenta</i> ♂ . .	40,81	40,28	40,85	39,34

Viskosimeter, allerdings für *Rana esculenta*, nicht so große Schwankungen ($V = 18$). Diese leichte Veränderlichkeit der

Viskosität findet ihre Erklärung, wenn man bedenkt, von wieviel verschiedenen Faktoren die innere Reibung des Blutes abhängig ist. Man hat festgestellt, daß die Viskosität beim Menschen verschieden ausfällt je nach der Tageszeit, der Ernährung, der gerade geleisteten Körperarbeit, dem Alter, dem Kohlensäuregehalt des Blutes usw.; besonders letzterer Umstand kommt für Amphibien in Frage, da bei der ungeteilten Herzkammer es vom Zufall abhängt, ob man mehr venöses oder mehr arterielles Blut aus der Herzspitze gewinnt. Außerdem ist die außerordentlich schnelle Wasseraufnahme und -abgabe bei den Amphibien zu berücksichtigen: Ein *Rana temporaria* ♂, dem zuvor die Harnblase entleert war, verlor, in relativ trockener Luft gehalten, in 24 Stunden $\frac{1}{3}$ seiner ursprünglichen Gewichts. Tabelle 2 zeigt die Körpergewichte (Harnblase geleert) je eines Exemplares von *Bufo vulgaris* ♂ und *Rana esculenta* ♂ an vier aufeinanderfolgenden Tagen; die Tiere waren so gehalten, daß sie nach Belieben im Wasser und auf dem Trocknen sitzen konnten.

Solche recht erhebliche Gewichtsschwankungen wirken sich auch auf das Herzverhältnis aus. Immerhin variieren die Herzgewichte der Amphibien kaum mehr als die der anderen Klasse der poikilothermen Wirbeltiere, der Fische; ich habe zum Vergleich aus der Arbeit von HESSE die Variationskoeffizienten der Herzgewichte einiger Fische berechnet: *Trachurus trachurus* $V = 10,52$, *Scomber scombrus* $V = 5,98$, *Uranoscopus scaber* $V = 10,20$, *Lophius piscatorius* $V = 11,40$. Nur bei wenigen Amphibien ist er größer.

Ordnet man die Herzgewichte der Individuen einer Art (und eines Geschlechtes) nach steigendem Körpergewicht (Tabelle 3 und 4), so zeigt

Tabelle 3. *Rana temporaria* ♂.

Nr.	Körpergewicht	Herzgewicht ‰	Nr.	Körpergewicht	Herzgewicht ‰	Nr.	Körpergewicht	Herzgewicht ‰	Nr.	Körpergewicht	Herzgewicht ‰
1	10,66	2,81	11	20,25	2,96	21	22,33	3,18	31	27,37	3,22
2	15,22	2,76	12	20,45	2,69	22	22,74	2,86	32	28,18	2,63
3	15,77	2,66	13	20,52	2,59	23	22,91	2,53	33	29,08	2,65
4	17,36	2,53	14	21,16	2,84	24	23,03	2,76	34	29,14	2,64
5	18,42	2,99	15	21,52	3,21	25	23,54	2,57	35	30,29	2,84
6	18,48	3,19	16	21,56	2,74	26	23,57	2,80	36	30,35	2,50
7	19,17	3,13	17	21,58	3,10	27	23,84	2,89	37	32,21	3,07
8	19,59	3,01	18	21,63	2,50	28	24,08	2,47	38	32,79	2,78
9	19,69	2,48	19	21,63	3,05	29	26,56	2,90	39	34,49	3,02
10	19,90	3,07	20	21,92	3,24	30	27,24	3,08	40	39,13	2,53

sich, daß keine Gesetzmäßigkeit zwischen beiden besteht. Um nun eine vielleicht dennoch bestehende Abhängigkeit des Herzgewichts vom

Tabelle 4. *Pelobates* f. ♂

g	‰	g	‰	g	‰	g	‰
7,82	2,94	8,66	3,35	9,95	3,02	14,40	2,78
7,91	2,78	8,99	3,11	10,28	3,11	15,85	2,90
8,29	2,77	9,79	3,17	11,31	3,31	16,53	2,96
8,50	2,84			13,49	3,04		

Körpergewicht deutlich zu machen, habe ich die 14 Knoblauchschröten und die 40 Grasfrösche nach den Angaben von HESSE und anderen in ver-

Tabelle 5.

Nr.	g	‰
1—13	18,11	2,82
14—27	22,28	2,87
28—40	30,07	2,79
1—10	17,43	2,86
11—20	21,22	2,88
21—30	23,98	2,84
31—40	31,30	2,78
1—8	16,83	2,93
9—16	20,63	2,82
17—24	22,22	2,93
25—32	25,55	2,83
33—40	32,19	2,76

Tabelle 6 nach ZEPP.

Anzahl	Gewichts-Klasse	Herzgewicht ‰
1	< 10	2,40
24	10—20	2,58
50	20—30	2,91
46	30—40	2,82
15	40—50	2,93
4	50—60	2,93
1	> 60	3,50

schiedene Gruppen von jedesmal gleicher Individuenzahl geteilt und für jede den Mittelwert gesondert berechnet.

Für *Pelobates* ergeben sich dann mit steigendem Körpergewicht folgende relative Herzgewichte: $2,91\text{‰}$, $3,08\text{‰}$, $3,00\text{‰}$, das Ergebnis bei *Rana temporaria* zeigt Tabelle 5. Von einer Gesetzmäßigkeit kann man auch dann nicht reden. Das steht in offenbarem Gegensatz zu den Ergebnissen von ZEPP. Dieser ermittelte die Herzgewichte von 141 *Rana temp.* ♂. In Tabelle 6 sind sie noch einmal wiedergegeben. Er entnahm daraus ein Steigen des relativen Herzgewichtes mit zunehmendem Körpergewicht. ZEPP sagt: „Bei der großen Zahl der Wägungen können die berechneten Mittelwerte Anspruch auf große Genauigkeit machen.“ Aber gerade deswegen hätte er zumindest den ersten und den letzten Wert fortlassen müssen, denn hier wurde nur je ein Tier untersucht; und auch dann besagt die Tabelle nichts, da in den noch verbleibenden Gewichtsklassen verschieden viele Tiere sich befinden; man kann nicht gut den

Tabelle 7.

		Körper- gewicht g	Herz- gewicht ‰
<i>Bufo vulgaris</i> ♂ . . .	(10)	22,17	3,25
	(10)	32,10	3,02
<i>Bufo calamita</i> ♂ . . .	(12)	17,38	5,93
	(13)	22,57	6,03
<i>Bufo viridis</i> ♂ . . .	(6)	33,66	8,23
	(7)	41,38	8,05
<i>Hyla arborea</i> ♂ . . .	(10)	3,32	5,72
	(11)	4,66	5,79
<i>Alytes obstetricans</i> ♀ .	(6)	5,35	3,36
	(6)	7,59	3,24
<i>Bombinator igneus</i> ♀ .	(6)	3,86	2,59
	(5)	4,52	2,88
<i>Rana ridibunda</i> ♂ . .	(7)	27,86	2,15
	(6)	44,30	1,90

Mittelwert von vier Tieren mit einem vergleichen, der von 50 Individuen gewonnen wurde; das zeigt sich auch schon darin, daß die Herzgewichte der beiden Gewichtskassen von 20 bis 40 g, in denen die meisten Tiere enthalten sind, seinem und auch meinem Mittelwert ($2,85\text{‰}$) am nächsten kommen. Es ist immer ratsam, die Gruppeneinteilung nicht nach Gewichtsklassen vorzunehmen, sondern so, daß sich in jeder

Gruppe möglichst dieselbe Zahl von Tieren vorfindet. Aber schon bei Fortfall der ersten und letzten Gruppe ergibt sich ein anderes Bild: von einem Steigen des Herzgewichts mit zunehmender Körpergröße ist nichts mehr zu bemerken, höchstens zeigen die jungen Tiere ein kleineres Herzverhältnis als die älteren, was sich auch nach meinen Zahlen bei *Bufo vulgaris* (s. u.) angedeutet findet.

Auf Tabelle 7 sind die Herzgewichte je einer Gruppe niedrigen und hohen Körpergewichts bei einigen Arten zu sehen. Wie aus dieser Zusammenstellung ersichtlich ist, kommt dem größeren Tier derselben Art bald ein größeres, bald ein kleineres Herzgewicht zu. Bei weiterer Gruppeneinteilung, entsprechend wie bei *Rana temp.* (vgl. Tabelle 4) zeigt sich, daß das Steigen oder Sinken des Herzgewichts nicht konstant bleibt: es ergibt sich z. B. für *Bufo calam.* ♂ die Reihe $6,01\text{‰}$, $5,60\text{‰}$, $5,98\text{‰}$, $6,29\text{‰}$, $5,96\text{‰}$ (je 5 Tiere), für *Hyla arborea* ♂ $5,91\text{‰}$, $5,56\text{‰}$, $5,83\text{‰}$, $5,62\text{‰}$ oder für *Bufo viridis* ♂ $8,67\text{‰}$, $7,67\text{‰}$, $8,17\text{‰}$. Eine Aus-

nahme bilden nur *Bufo vulgaris* ♂ und *Rana ridibunda* ♂. Ich habe die 20 *Bufo vulg.* in vier und in fünf Gruppen von jedesmal gleicher Individuenzahl geteilt und für jede Gruppe den Mittelwert berechnet; dann ergeben sich folgende zwei Reihen, nach steigendem Körpergewicht geordnet: 1. $3,23^{0}_{00}$, $3,26^{0}_{00}$, $3,06^{0}_{00}$, $2,97^{0}_{00}$ und 2. $3,08^{0}_{00}$, $3,32^{0}_{00}$, $3,22^{0}_{00}$, $3,12^{0}_{00}$, $2,95^{0}_{00}$. Hiernach steigt beim jungen Tier das Herzgewicht zunächst (ähnlich wie bei *Rana temp.*, vgl. Tabelle 5), um dann mit zunehmendem Körpergewicht konstant zu sinken. Diese letztere Erscheinung tritt auch bei *Rana ridib.* ein: $2,41^{0}_{00}$, $2,36^{0}_{00}$, $1,96^{0}_{00}$ (je 4 Exemplare). Die Erklärung, daß wie bei den homiothermen Wirbeltieren die relativ größere Oberfläche der kleinen Tiere eine stärkere Belastung des Herzens ausmache, kann wohl nicht zutreffen; denn es wäre nicht einzusehen, warum bei den anderen Amphibien, zumindest den Weibchen der beiden Arten, sich nicht die gleiche Erscheinung zeige. Außerdem ist auch bei den 20 von HESSE untersuchten Kröten keine solche Gesetzmäßigkeit zu finden: aus seinen Werten berechnet, bekommen wir folgende Mittelwerte mit steigendem Körpergewicht: $3,14^{0}_{00}$, $3,27^{0}_{00}$, $3,03^{0}_{00}$, $3,34^{0}_{00}$ (je fünf Tiere). — Eine Reihenregel läßt sich somit bei den Amphibien nicht aufstellen.

Wie bei allen Winterschläfern ändert sich auch bei den Amphibien das Körpergewicht im Laufe des Jahres: während des Winters nimmt es dauernd ab und hat zu Beginn der Laichzeit sein Minimum erreicht, um dann wieder bis zum Anfang des Winterschlafes zu steigen. Diese Veränderung wird hauptsächlich bewirkt durch den Wechsel in der Größe der Leber und des Fettkörpers.

Die Leber dient bekanntlich als Speicherorgan: Den Sommer über häufen sich die Reservestoffe in ihr an, während des Winters und zur Ausbildung der Geschlechtsprodukte werden sie wieder verbraucht. So ist es natürlich, daß Frühjahrslurche eine kleinere Leber besitzen als Herbsttiere. KREMER gibt an, daß *Rana temp.* ♂ während des Winters in jedem Monat etwa 10% seines ursprünglichen Lebergewichtes verliert. Ich habe daraufhin die Leber von Frühjahr- und Herbstfröschen gewogen: bei 16 *Rana temp.* ♂ im Frühjahr betrug das durchschnittliche Lebergewicht 1,58% des Körpergewichts, bei 4 Herbsttieren dagegen 4,72%, ferner wog bei einem Weibchen von *Rana rid.* im April die Leber 3,04%, bei einem anderen Tier im September 9,26%. Es bestand die Möglichkeit, daß durch diese Zunahme der Leber und damit des Körpergewichts das relative Herzgewicht zum Herbst hin abnehmen würde. Tatsächlich ist dies auch der Fall bei *Rana rid.*, den ich daraufhin untersuchte: 13 Herbstmännchen hatten ein relatives Herzgewicht von $2,06 \pm 0,03^{0}_{00}$, 3 Frühjahrsmännchen ein solches von $2,49 \pm 0,15^{0}_{00}$ und entsprechend 9 Herbstweibchen $1,96 \pm 0,08^{0}_{00}$, 1 Frühjahrswibchen $2,24^{0}_{00}$ (sämtlich ohne Ovar). Ganz anders dagegen verhalten sich *Bufo vulgaris* und *Rana temp.* Bei 20 Erdkrötenmännchen betrug das Herzgewicht im Frühjahr $3,10 \pm 0,06^{0}_{00}$.

bei 2 im Herbst untersuchten Tieren $3,29 \pm 0,20\%$, eine Differenz zwischen ihnen besteht nicht; die Herbst- und Frühjahrstiere von *Rana temp.* stimmten fast vollkommen überein, nicht nur im Herzgewicht, sondern auch im Variationskoeffizienten und im mittleren Fehler der Einzelbeobachtung: Herbsttiere: $2,86 \pm 0,08\%$ (16), $m = 0,25$, $V = 8,7$; Frühjahrstiere: $2,83 \pm 0,05\%$ (24), $m = 0,24$, $V = 8,7$. Es bleibt also bei diesen beiden Arten das Herzgewicht im Jahreszyklus konstant. Der tatsächliche Gewichtsverlust während des Winters durch Schwinden der Leber und des Fettkörpers muß im Frühjahr durch irgend etwas ausgeglichen sein. DE HAAN fand, daß bei *Rana esculenta*, der ja seinen Winterschlaf unter Wasser hält, zu dieser Zeit die Lymphsäcke prall mit Wasser angefüllt sind, und daß der Frosch, in diesem Zustand zur Luftatmung gebracht, binnen kurzer Zeit 15—30% seines Körpergewichts durch Abgabe von Wasser verliert. Ein ähnlicher „ödematöser“ Zustand soll auch bei *Rana temp.* auftreten, wenn er zur Laichzeit ausschließlich im Wasser lebt; das gleiche wäre für die anderen Landanuren anzunehmen, während bei den dauernd im Wasser lebenden kein Grund hierzu bestände. Durch diesen starken Wassergehalt im Frühjahr ist bei den landbewohnenden Anuren der Unterschied im Körpergewicht gegenüber Herbsttieren ausgeglichen, und das relative Herzgewicht bleibt im Jahreszyklus konstant.

Leider war es mir nicht möglich, die Unken daraufhin zu untersuchen; wahrscheinlich liegen bei ihnen die gleichen Verhältnisse vor wie bei *Rana rid.*, da sie ebenfalls dauernd im Wasser leben.

Eine Untersuchung darüber, ob innerhalb der Art das Herzgewicht von der Blutviskosität abhängig ist, oder diese je nach dem Alter der Tiere verschieden ist, konnte selbstverständlich nicht vorgenommen werden; dazu hätte es mehrerer Viskositätsmessungen an ein und demselben Individuum bedurft, was aber bei den Amphibien praktisch unmöglich ist.

Bevor ich mich dem Vergleich der Geschlechter zuwende, möchte ich noch auf folgenden Umstand hinweisen: Es wird immer wieder angeraten, bei Gewichtsbestimmungen an Amphibien das Gewicht der Weibchen ohne das Ovar zu berechnen. Ich kann an Hand der Variationskoeffizienten bezüglich des Herzgewichtes zeigen, daß dieses unter Zugrundelegung des Gesamtkörpergewichts (mit Ovar) nicht nur je nach der Jahreszeit verschieden ausfällt, sondern daß auch der Mittelwert der Herzgewichte einer Anzahl zu gleicher Jahreszeit untersuchter Weibchen ungenau sein muß, da bei den verschiedenen großen Tieren auch die Ovarien verschieden groß ausgebildet sind. Tabelle 8 zeigt die Variationskoeffizienten und zwar in Spalte 1 von Herzgewichten, bezogen auf das Gesamtkörpergewicht, in Spalte 2 bezogen auf das Körpergewicht abzüglich des Ovars; ein Unterschied ist offensichtlich. Es ist demnach unerläßlich, das Körpergewicht der Weibchen ohne Ovarien zu berechnen, andernfalls sind die Werte unbrauchbar.

Beim Vergleich der Geschlechter zeigt sich zunächst, daß Herzgewicht und Blutviskosität bei den Männchen fast immer innerhalb weiterer Grenzen schwanken als bei den Weibchen; dadurch wird wieder einmal die größere Variabilität der Männchen bestätigt. In Tabelle 9 sind die Variationskoeffizienten für beide Geschlechter zusammengestellt.

HESSE, ZEPP und später WISMAR fanden bei *Rana temp.* ein größeres Herzgewicht auf Seiten des Männchens; nach meinen Ergebnissen ist das Umgekehrte der Fall, immerhin ist die Differenz gering: sie ist nur 1,5mal größer als ihr mittlerer Fehler; die Viskosität ist die gleiche.

Ein sexueller Unterschied besteht unter den *Rana*-Arten nur noch beim Springfrosch. Die *Rana agilis* ♂ haben ein ebenso großes Herzverhältnis wie die Grasfroschmännchen bei etwas höherer Viskosität, während das Herz der Weibchen auffallend klein ist bei niedrigerer Viskosität (vgl. von jetzt ab Tabelle 10). Ich habe unter den spärlichen Angaben über die Lebensweise des Springfrosches nichts finden können, was diesen Unterschied zwischen beiden Geschlechtern erklären würde.

Bei *Bufo calamita*, *Bufo viridis* und *Hyla arborea* besitzen ebenfalls die Männchen das größere Herzgewicht, die Differenz ist hier noch größer als beim Springfrosch, auch die Viskosität ist mit Ausnahme von *Bufo calamita*, wo sie in beiden Geschlechtern gleich ist, bei den Männchen größer; trotzdem möchte ich nicht auf einen direkten Zusammenhang zwischen Herzgewicht einerseits und Blutviskosität an-

dererseits schließen; ich komme auf diese Verhältnisse noch weiter unten ausführlich zurück. Möglicherweise ist bei diesen Tieren, wie es HESSE für *Hyla arborea* annimmt, das größere Herzverhältnis der Männchen „ein sekundäres Geschlechtsmerkmal und dürfte vielleicht hauptsächlich durch die größere Lebhaftigkeit der Männchen bedingt sein.“ Auffallend ist jedenfalls, daß ein sexueller Unterschied im Herzgewicht bei allen den Tieren zu finden ist, die an sich schon ein relativ großes Herz besitzen (*Hyla*, *Bufo calam.*, *Bufo vir.*).

Tabelle 8.

	1. V =	2. V =
<i>Hyla arborea</i> ♀	19,48	8,56
<i>Pelobates fuscus</i> ♀	12,81	8,04
<i>Bombinator igneus</i> ♀	9,87	9,05
<i>Bombinator pachypus</i> ♀	13,43	10,93
<i>Alytes obstetric.</i> ♀	11,33	5,28
<i>Rana ridibunda</i> ♀	13,59	12,24
<i>Rana temp.</i> Frühjahr ♀	12,02	7,12
<i>Rana temp.</i> Herbst ♀	9,53	8,94
<i>Rana agilis</i> ♀	15,15	14,84

Tabelle 9.

	Herzgew.	Viskosität
<i>Bufo vulgaris</i> ♂	V = 8,06	V = 16,10
<i>Bufo vulgaris</i> ♀	3,26	16,67
<i>Bufo viridis</i> ♂	10,23	15,00
<i>Bufo viridis</i> ♀	6,23	10,04
<i>Hyla arborea</i> ♂	12,41	20,00
<i>Hyla arborea</i> ♀	8,56	—
<i>Alytes obstetric.</i> ♂	5,87	8,00
<i>Alytes obstetric.</i> ♀	5,28	5,30
<i>Rana temp.</i> ♂	8,42	14,80
<i>Rana temp.</i> ♀	11,04	11,85

Noch eine Art ist hier zu erwähnen: *Alytes obstetricans*. Bei den Männchen der Geburtshelferkröte beträgt das Herzverhältnis $3,58 \pm 0,09\%$, bei den Weibchen $3,22 \pm 0,05\%$. Eine Erklärung findet dieser Unterschied in der Besonderheit der Brutpflege. Bei dieser Art trägt bekanntlich das Männchen 40—50 Eier — es kann auch die doppelte Anzahl, Gelege von zwei Weibchen, sein — je nach der Witterung 3—7 Wochen umher, bis die Jungen ausschlüpfen. Wenn man berücksichtigt, daß die Eier eine Dicke bis zu 4—5 mm erreichen, muß man zugeben, daß 50 Stück solcher Eier zusammen mit der sie verbindenden Gallertmasse, eine nicht zu unterschätzende Last für dieses kleine Tier bedeuten; es werden dadurch größere Ansprüche an die Muskulatur und damit an das Herz gestellt, zumal da das Männchen zu dieser Zeit nicht etwa ein verstecktes Dasein führt, sondern mit der gleichen Lebhaftigkeit wie sonst der Nahrungssuche obliegt. — Ich muß gestehen, daß ich auf Grund dieser Tatsache schon vor der Untersuchung von *Alytes* das größere Herzgewicht bei den Männchen vermutet hatte, und so wurden meine Erwartungen nachher gut bestätigt. —

Ein Vergleich verschiedener Tierarten ist immer mit einiger Vorsicht vorzunehmen. Wohl unbedenklich kann man Tiere gleicher Art und Gattung miteinander vergleichen, bei den Amphibien also die *Rana*-, *Bufo*-, und *Bombinator*-Arten unter sich. *Alytes* läßt sich, zur gleichen Familie gehörig, an die Gattung *Bombinator* anschließen. Völlig isoliert aber stehen *Hyla* und *Pelobates*, und man ist dennoch darauf angewiesen, sie mit den anderen Anuren in Vergleich zu setzen; aber laut PÜTTER sind ja sogar alle Säugetiere sich „physiologisch ähnlich“, warum sollen es nicht auch die Anuren unter sich sein? Trotzdem halte ich es in diesem Falle für nicht sicher und gehe nur kurz auf diese beiden Arten ein.

Bei Betrachten der Tabelle 10 könnte man leicht den Schluß ziehen, daß das Herzgewicht der Blutviskosität proportional sei. Ich will deshalb zunächst über diese letztere etwas Allgemeines bemerken.

Wie bekannt, besteht das Blut aus Wasser, welches die verschiedenen lebenswichtigen Elemente teils gelöst, teils suspendiert enthält, für diese „die Rolle eines Vehikulum“ bildend. Eine große Anreicherung mit diesen Stoffen erhöht an sich die Viskosität und würde damit eine größere Pumparbeit erfordern. So geht aus zahlreichen Untersuchungen hervor, daß die Viskosität mit zunehmender Blutkörperchenzahl steigt; wir werden noch Beispiele dafür bei Amphibien kennenlernen. Andererseits würde bei unendlich kleiner Zahl dieser Bestandteile die Viskosität sinken und schließlich gleich der des Wassers sein.

Nun kommt es aber für den lebenden Organismus nicht darauf an, daß das Herz eine bestimmte Menge Blutflüssigkeit in Umlauf versetzt, sondern eine bestimmte Menge jener lebenswichtigen Bestandteile. Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, hat das Herz bei dünnem Blut nicht etwa geringe Arbeit zu leisten, sondern es muß dieses jetzt schneller durch

Tabelle 10.

	Körper- gew.	Herzgew. in ‰	Viskosität	Fundort und Datum
<i>Bufo bufo bufo</i> L. ♂ . .	26,89	3,10±0,06 (20)	2,3±0,10 (15)	Bln. 13. 4. bis 25. 3. 34
<i>(Bufo vulgaris)</i> ♀ . . .	44,25	3,07±0,05 (5)	2,4±0,20 (4)	Bln. 17. 4. bis 19. 4. 34
<i>Bufo calamita</i> LAUR. ♂ .	20,08	5,98±0,11 (25)	2,5±0,07 (22)	Bln. 26. 4. bis 11. 5. 34
<i>Bufo calamita</i> LAUR. ♀ .	14,65	4,10±0,04 (2)	2,6±0,01 (2)	Bln. 15. 7. 34
<i>Bufo viridis</i> v. LAUR. ♂	37,83	8,11±0,23 (13)	2,9±0,12 (13)	Bln. 20. 4. bis 8. 5. 34
<i>Bufo viridis</i> v. LAUR. ♀	32,76	6,59±0,24 (4)	2,6±0,19 (4)	Bln. 30. 4. bis 9. 5. 34
<i>Bufo viridis</i> v. LAUR. ♂	30,92	5,50±0,16 (5)	2,9±0,16 (2)	Dalmatien Okt. 34
<i>Bufo viridis</i> v. LAUR. ♀	29,99	4,90±0,42 (4)	2,9±0,09 (4)	Dalmatien Okt. 34
<i>Bombina bombina</i> L. ♂ .	4,64	2,80±0,11 (4)	2,2±0,08 (4)	Bln. 19. 6. 34
<i>(Bombinator igneus)</i> ♀ .	4,15	2,65±0,07 (11)	2,1±0,13 (4)	Bln. 19. 6 bis 22. 6. 34
<i>Bombina variegata</i> v. L. ♂	5,51	3,09±0,15 (5)	2,5±0,18 (5)	Bayr. Alpen 26. 6. 34
<i>(Bombinator pachypus)</i> ♀	5,79	3,11±0,17 (4)	2,8±0,29 (3)	Bayr. Alpen 25. bis 28. 6. 34
<i>Alytes obstetricans</i> obst. LAUR. ♂	6,15	3,58±0,07 (9)	1,5±0,05 (5)	Solling 27. 6. bis 10. 7.
<i>Alytes obst. obst.</i> LAUR. ♀	6,52	3,22±0,05 (12)	1,5±0,03 (7)	Solling 21. 6. bis 10. 7.
<i>Pelobates pel. p.</i> LAUR. ♂	10,84	3,04±0,05 (14)	2,3±0,13 (10)	Bln. 15. 4. bis 14. 6.
<i>(Pelobates fuscus)</i> ♀ . .	13,36	3,22±0,08 (11)	2,5±0,06 (9)	Bln. 14. 4. bis 13. 6.
<i>Hyla arborea</i> arb. L. ♂ .	4,02	5,72±0,16 (21)	2,5±0,13 (15)	Bln. 3. 5. bis 18. 5.
<i>Hyla arborea</i> arb. L. ♀ .	2,75	3,72±0,20 (2)	2,3 (1)	Bln. 18. 5.
<i>Rana ridibunda</i> r. PALLAS ♂	35,45	2,06±0,11 (13)	2,2±0,15 (4)	Bln. Sept./Okt. 33
<i>Rana ridibunda</i> r. PALLAS ♀	46,88	1,96±0,08 (9)	2,0±0,20 (2)	Bln. Sept. 33
<i>Rana esculenta</i> L. ♂ . .	31,62	2,06±0,05 (14)	2,2±0,11 (5)	Bln. Frühj.-Herbst 33
<i>Rana esculenta</i> L. ♀ . .	45,57	2,06±0,06 (5)	2,1±0,20 (2)	Bln. Frühj.-Herbst 33
<i>Rana temporaria</i> t. L. ♂ .	23,48	2,85±0,04 (40)	2,7±0,16 (6)	Bln. Frühj.-Herbst 33/34
<i>Rana temporaria</i> t. L. ♀ .	17,05	2,99±0,09 (21)	2,7±0,03 (5)	Bln. Frühj.-Herbst 33/34
<i>Rana terrestris wolters-</i> <i>torffi</i> ANDRZEJOWSKI ♂	17,20	2,38±0,12 (7)	2,8±0,18 (4)	Bln. August 33
<i>Rana avalis</i>) ♀	12,43	2,57±0,15 (4)	2,6±0,34 (3)	Bln. August 33
<i>Rana dalmatina</i> BONA- PARTE ♂	20,39	2,80±0,07 (6)	2,8±0,16 (5)	Wien Sept. 33
<i>Rana agilis</i>) ♀	32,00	2,25±0,09 (8)	2,6±0,06 (8)	Wien Sept. 33

den Körper schicken, um den Geweben die gleiche Menge Nährstoffe in der gleichen Zeit zuzuführen; und entsprechend braucht ein dickeres Blut, obwohl es visköser ist, keine Mehrleistungen zu erfordern, denn dieses kann jetzt langsamer den Körper passieren.

W. HESS hat diese Verhältnisse in einer beachtenswerten Arbeit dargestellt. Das relative Maß für die Arbeit, die gleiche Mengen eines gelösten Stoffes in Form verschieden konzentrierter Lösungen in der gleichen Zeit durch eine Kapillare führt, nannte er den „Arbeitskoeffizient“. Man erhält ihn, wenn man „die Viskositätsgröße multipliziert mit dem Quadrat der reziproken Werte der Konzentration der betreffenden Lösung“. HESS hat für Menschenblut in verschiedener Verdünnung die Arbeitskoeffizienten berechnet und deren Abhängigkeit von der Konzentration in einer Kurve veranschaulicht, die ich hier wiedergebe (Abb. 1).

Die Kurve kommt also aus dem Unendlichen und wird allmählich immer flacher; HESS nimmt an, daß sie wieder ins Unendliche ansteigen wird, wie er das bei verschiedenen verdünnten Kaseinlösungen festgestellt hatte. Wie man sieht, ändern Viskositätsschwankungen zwischen 3,5 und 6 kaum den Arbeitskoeffizienten. Es ist anzunehmen, daß sich für Amphibienblut eine annähernd parallele Kurve ergeben würde, die nur der Abszissenachse mehr genähert ist. HESS faßt sein Ergebnis zusammen mit den Worten: „Der Gehalt des normalen Blutes an den Stoffen, die auf seine

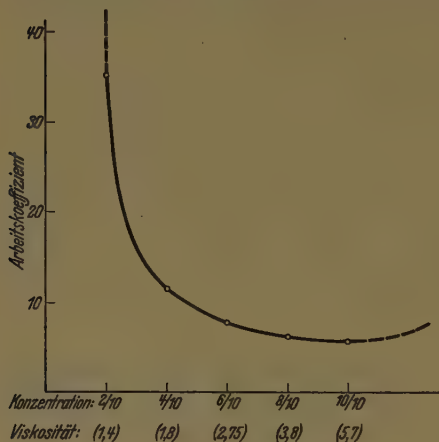


Abb. 1. Nach HESS.

Viskosität von bestimmendem Einfluß sind, liegt in dem Bereich, in welchem ein Minimum von Arbeit nötig ist, um eine bestimmte Menge jener Substanzen in der Zeiteinheit einen Querschnitt im Gefäßsystem passieren zu lassen“.

Das Resultat unserer Überlegungen ist also, daß die Viskosität sich recht beträchtlich ändern kann, ohne daß die Herzarbeit, die ja dem Arbeitskoeffizienten entspricht, beeinflußt wird oder mit anderen Worten, daß das Herzgewicht nicht der Blutviskosität proportional sein

kann. Es besteht kein Kausalverhältnis zwischen ihnen, sondern beide wirken in gleicher Richtung: Ebenso wie das größere Herz den Stoffwechsel intensiver gestalten kann, vermag das auch die größere Blutviskosität, das größere Herz durch seine größere Muskelkraft, die größere Viskosität dadurch, daß sie in derselben Zeit den Geweben mehr Nährstoffe zuführt.

Gegen eine solche Annahme eines Abhängigkeitsverhältnisses sprechen auch Befunde aus der menschlichen Pathologie: bei Nephritikern soll die Viskosität des Blutes fast regelmäßig herabgesetzt sein, trotzdem liegt Herzhypertrophie vor; dagegen spricht auch die weitgehende Anpassungsfähigkeit der Gefäße, die sich erweitern und verengern können. Bei dem Vergleich der Amphibien kommt noch hinzu, daß schon an sich die Weite der Kapillaren bei allen Arten wahrscheinlich nicht die gleiche ist.

Recht deutlich erscheinen diese Verhältnisse bei der Gattung *Bufo*. Die drei *Bufo*-Arten stammten alle aus der Berliner Umgebung, so daß sie also den gleichen klimatischen Bedingungen ausgesetzt waren und wurden zur gleichen Zeit (13. 4.—25. 5.) untersucht. Von *Bufo vulgaris* über *Bufo calamita* bis zu *Bufo viridis* nehmen Herzgewicht sowie Viskosität in beiden Geschlechtern zu. An und für sich könnte damit eine

Abhängigkeit der Herzgröße von der Viskosität bewiesen erscheinen: die Kreuzkröte mit der Viskosität 2,5 hat ein schwereres Herz als die Erdkröte mit 2,3, und die Wechselkröte mit der höchsten Viskosität von 2,9 hat das größte Herzgewicht. Dem widersprechen aber, abgesehen von obigen Überlegungen, manche Tatsachen, erstens die Verhältnisse bei der Wechselkröte aus Dalmatien: die Viskosität ist die gleiche wie bei den Berlinern, das Herz aber viel kleiner, es entspricht dem der Kreuzkröte, das gleiche gilt für das weibliche Geschlecht; vielleicht ist das kleinere Herzgewicht hier durch das mildere Mittelmeerklima bedingt. Zweitens unterscheiden sich die drei *Bufo*-Arten nicht unbeträchtlich in ihrer Lebensweise oder besser Bewegungsfähigkeit. Die Erdkröte kommt nur des Nachts aus ihrem Versteck heraus, um „ungeschickt und schwerfällig humpelnd“ auf Nahrungssuche zu gehen, wobei sie nur einen kleinen Bezirk im Umkreis ihrer Wohnung durchstreift; einigermaßen große Sprünge kann sie nicht ausführen, einzugraben vermag sie sich nur in lockerem Boden und auch dann noch nur unvollkommen. Die Kreuzkröte springt zwar auch schlecht, verhält sich aber in ihren sonstigen Lebensgewohnheiten lebhafter. Sie läuft auf ihren 4 Füßen behende umher, kann nächst *Pelobates* am besten graben und besitzt ferner als einzige Krötenart ein gutes Klettervermögen, das sie instand setzt, selbst an senkrechten, rauhen Wänden hinauf zu gelangen. *Bufo viridis* schließlich ist die beweglichste aller Kröten. Sie führt nach Froschart ziemlich große Sprünge aus und unternimmt infolgedessen weite Streifzüge. Die Wechselkröte soll auch anspruchsloser sein und Kälte, Trockenheit und unreines Wasser leichter ertragen als die anderen beiden Arten. Springen erfordert wohl die größte Muskelleistung, und deshalb hat *Bufo viridis* auch das größte Herzgewicht unter den Kröten (gleichzeitig das absolut und relativ größte Herz unter allen Amphibien) und die größte Viskosität, obwohl sie, und ebenso die Kreuzkröte, das Winterquartier sehr viel später verläßt als die Erdkröte. Man sieht daraus, daß in erster Linie die Muskelarbeit von entscheidendem Einfluß auf das Herzgewicht ist; klimatische Faktoren kommen vielleicht in Betracht für das kleinere Herz der dalmatinischen Wechselkröten: die Lebensbedingungen sind dort gleichmäßiger als „im rauhen Norden“. Dem widersprechen aber die Befunde bei Erdkröten aus Neapel: HESSE fand hier, neben einem größeren Körpergewicht auch ein größeres Herzgewicht als bei unseren einheimischen; allerdings handelte es sich hierbei um verschiedene Rassen. Aufschlüsse über diese Verhältnisse geben vielleicht einmal Untersuchungen über die Herzgewichte von *Rana temporaria* aus seiner nördlichsten Verbreitungsgrenze vom 71° n. Br. und der südlichsten, dem 45° n. B.

Bei der Gattung *Bufo* zeigt sich die erwähnte Abhängigkeit der Viskosität von der Erythrocytenzahl: *Bufo vulgaris* besitzt die niedrigste Viskosität bei einem Jahresdurchschnitt von 389000 roten Blutkörperchen,

bei den beiden anderen Arten, mit einem Durchschnitt von 620 000 bis 650 000 Erythrocyten, ist die Viskosität höher.

Von der Gattung *Rana* habe ich 5 Arten untersucht, von denen 4 aus der Berliner Umgebung stammten, nur *Rana agilis* bekam ich aus Wien geschickt. Die beiden grünen Frösche stimmen in Herzgewicht und Blutviskosität vollkommen überein (bei verschiedener Körpergröße), was bei ihrer gleichen Lebensweise im Wasser verständlich ist. Die braunen Frösche dagegen haben durchweg ein größeres Herzverhältnis und größere Viskosität, erfordert doch die Fortbewegung auf dem Lande einen größeren Kraftaufwand als in dem tragenden Wasser. Von ihnen wiederum besitzt *Rana arvalis* mit 2,38‰ das kleinste Herz, wie schon ZEPP bei einem Exemplar fand, auch ist er der kleinste an Körpergröße; er erwacht später aus dem Winterschlaf als *Rana temp.* und zieht sich im Herbst auch früher wieder zurück. Beim Springfrosch ist, wie schon oben erwähnt, der sexuelle Unterschied auffallend; vielleicht ist ein Grund hierfür darin zu suchen, daß die *Agilis*-Weibchen relativ wenig Eier, 600—1200 Stück, produzieren verglichen mit *Rana temp.* (600—4000) und *Arvalis* (1000 bis 2000), dadurch besteht eine Kraft- und Materialersparnis gegenüber diesen.

Die dritte Anurengattung, von der in Deutschland mehr als ein Vertreter vorkommt, ist die Gattung *Bombinator*. Die das Hügelland und Gebirge bewohnende Gelbbauchunke, *Bombinator pachypus*, zeigt eine höhere Viskosität als *Bomb. igneus*, bewirkt wahrscheinlich durch eine höhere Blutkörperchenzahl. Gleichzeitig bestehen auch ökologische Differenzierungen beider Arten. Die Tieflandunke bevorzugt „größere, stehende Gewässer mit klarem Wasser und reichlicher Vegetation“; *Bomb. pach.* findet sich dagegen auch „in den winzigsten und schmutzigsten Pfützen und Tümpeln, . . . ja selbst in den klaren und eiskalten Quellen.“ Diese Unke hat sich während der Eiszeit zu einer eurytopen Form ausgebildet; sie ist weniger wählerisch als *Bomb. ign.* und kann auch längere Zeit auf dem Lande leben, wenn etwa im Hochsommer ihr Gewässer austrocknet. In allen diesen mannigfachen Lebensverhältnissen muß das Herz seine Aufgabe in gleicher Weise erfüllen, und so nimmt es nicht Wunder, wenn *Bomb. pach.* das schwerere Herz besitzt.

Zu der Familie der *Discoglossidae* gehört außer den Unken auch noch *Alytes obstetricans*, die Geburtshelferkröte. Als Landtier, welches das Wasser nur gezwungen aufsucht, hat sie ein größeres Herzgewicht als die Unken; ihre Blutviskosität ist aber auffallend gering, sie beträgt hier nur 1,5 in beiden Geschlechtern und ist die niedrigste unter allen einheimischen Amphibien überhaupt. Um zu sehen, ob die Ursache in einer geringen Blutkörperchenzahl zu suchen ist, habe ich ein paar Zählungen vorgenommen: der Mittelwert von 6 Tieren (im Juli) ergab 311 000 Erythrocyten, etwas weniger als HEESEN bei einem Exemplar (369 230) fand. Die Zahl ist nicht so sehr gering und die niedrige Viskosität muß

noch eine andere Ursache haben, die in der Beschaffenheit des Serums gelegen ist. — Eine andere Abweichung der Geburtshelferkröte von den übrigen Anuren liegt in der Tatsache, daß innerhalb derselben Art und desselben Geschlechtes Herzgewicht und Viskosität sehr wenig schwanken: die Variationskoeffizienten betragen nur im männlichen Geschlecht 5,87 bzw. 8, im weiblichen 5,28 bzw. 5,3 (vgl. dazu Tabelle 1 und 9).

Bei den Discoglossiden zeigt sich sehr schön eine stufenweise Erhöhung des relativen Herzgewichts vom ausgesprochenen Wasserbewohner, *Bomb. ign.*, über *Bomb. pach.* bis zum Landtier, *Alytes obst.*, in Zahlen ausgedrückt: von 2,80⁰/₀₀, über 3,09⁰/₀₀ bis zu 3,58⁰/₀₀.

Es bleiben noch zwei Arten zu besprechen übrig: *Pelobates fuscus* und *Hyla arborea*. Jede dieser Arten bildet den einzigen Vertreter ihrer Familie bei uns und ist deshalb schwer mit anderen Anuren zu vergleichen. Der Laub-

frosch besitzt ein hohes Herzverhältnis; es entspricht mit 5,72⁰/₀₀ beim Männchen dem der Kreuzkröte. HESSE glaubt, einen Grund darin gefunden zu haben, daß der Laubfrosch „vom Boden entfernt in Büschen sitzend“, der Verdunstung mehr ausgesetzt ist als alle anderen Amphibien: die dadurch hervorgerufene Abkühlung müsse durch Stoffwechselvorgänge ausgeglichen werden. Da nun die Verdunstung proportional der Körperoberfläche

ist, müßten die kleineren Tiere ein größeres Herzgewicht besitzen als die großen, das trifft aber, wie wir gesehen haben, bei den Anuren nicht zu. Es ist wohl eher die größere Beweglichkeit, also wieder die größere Muskeltätigkeit wie bei der Gattung *Bufo*, die eine größere Beanspruchung des Laubfroschherzens verlangt. Wenn das Herzgewicht durch die Größe der Verdunstung beeinflußt würde, müßte auch *Pelobates* ein großes Herz besitzen, ihr Herzgewicht ist aber relativ klein. *Pelobates* läßt sich überhaupt mit den übrigen Anuren noch schwerer vergleichen als *Hyla*, da sie sich in anatomischer Hinsicht von ihnen unterscheidet: ihre Lunge ist nämlich, wohl in Anpassung an das Leben unter der Erde, in relativ sauerstoffarmem Medium, sehr gut entwickelt.

In Tabelle 11 sind noch einmal die mittleren Herzgewichte der Anuren-männchen, nach steigender Blutviskosität geordnet: ein Zusammenhang zwischen Herzgröße und Viskosität läßt sich daraus nicht entnehmen.

Tabelle 11.

<i>Alytes obst.</i> ♂	3,58
<i>Rana ridib.</i> ♂	2,06
<i>Bomb. ign.</i> ♂	2,80
<i>Bufo vulgaris</i> ♂	3,10
<i>Pelobates f.</i> ♂	3,04
<i>Hyla arb.</i> ♂	5,72
<i>Bufo calam.</i> ♂	5,98
<i>Bomb. pach.</i> ♂	3,09
<i>Rana temp.</i> ♂	2,85
<i>Rana arval.</i> ♂	2,38
<i>Rana agilis</i> ♂	2,80
<i>Bufo virid.</i> ♂	8,11
<i>Bufo virid.</i> Dalmat. ♂	5,50

Urodelen.

Bei den Schwanzlurchen habe ich nur die Blutviskosität der Salamander messen können; bei den Molchen war die Injektion und die Ent-

nahme von Blut aus der Herzspitze mit zu großen Schwierigkeiten verbunden, und wenn es dennoch gelang, war die Blutmenge wieder nicht ausreichend.

Tabelle 12.

	Körpergewicht	Herzgewicht in %	Viskosität	Fundort und Datum
<i>Salamandra s. s.</i> L. ♂	20,79	1,92±0,10 (8)	3,1±0,18 (4)	Solling 19. 6. bis 20. 8.
<i>Salamandra s. s.</i> ♀	20,66	1,89±0,11 (8)	3,0±0,13 (5)	Solling 11. 6. bis 20. 6.
<i>Salamandra atra</i> LAUR. ♂	6,10	1,93±0,09 (7)	3,1±0,10 (4)	Bayr. Alp. 15. 4. bis 28.
<i>Salamandra atra</i> LAUR. ♀	6,23	1,61±0,17 (12)	3,3±0,35 (2)	Bayr. Alp. 18. 6. bis 25.
<i>Triturus crist.</i> LAUR. ♂	3,84	1,94±0,08 (4)	—	Berl. 22. 7. bis 28. 7.
(<i>Molge crist.</i>) ♀	5,15	1,96±0,08 (4)	—	Berl. 25. und 26. 7.
<i>Triturus vulg.</i> L. ♂	1,448	2,07±0,13 (8)	—	Berl. 22. 4. bis 3. 7.
(<i>Molge vulg.</i>) ♀	1,391	2,01±0,12 (9)	—	Berl. 23. 4. bis 3. 7.
<i>Triturus alp. alp.</i> LAUR. ♂	2,00	1,78±0,08 (11)	—	Soll. 26. 7. bis 2. 8.
(<i>Molge alpestris</i>) ♀	2,224	1,80±0,45 (2)	—	Soll. 1. und 2. 8.
<i>Triturus helveticus</i> ♂				
h. RAZOUMOWSKY	0,847	2,01±0,20 (6)	—	Soll. 31. 7. bis 2. 8.
(<i>Molge palmata</i>) ♀	0,990	1,82±0,55 (2)	—	Soll. 31. 7. bis 2. 8.

Die Viskosität der Salamander ist auffallend hoch, verglichen mit der der Anuren (Tabelle 12), obwohl die Blutkörperchenzahl im Durchschnitt nur 100 000 beträgt, es ist nämlich außer der Zahl der Erythrocyten auch ihre Größe und Gestalt von Einfluß auf die Viskosität, und in dieser Beziehung zeichnen sich die Salamander und Molche vor den Anuren aus: beim Feuersalamander beträgt der Durchmesser der Erythrozyten $43,1 \times 25,5$, beim Kammolch $31,2 \times 21,5$, dagegen beim Grasfrosch $23,2 \times 16,1$ und bei der Erdkröte $21,8 \times 15,9$.

Tabelle 13.

<i>Molge vulgaris</i> ♂		<i>Salamandra atra</i> ♂	
g	%	g	%
0,921	2,17	4,00	1,58
1,050	2,38	4,69	1,76
1,076	1,86	6,08	1,81
1,283	1,79	6,28	2,35
1,451	2,69	6,44	1,86
1,620	2,45	6,77	2,07
1,820	1,65	7,47	1,87
2,360	2,12		

Das Herzgewicht steht bei den Urodelen wie bei den Anuren ebenfalls in keiner Beziehung zum Körpergewicht, wie die Reihe der Herzgewichte von *Molge vulg.* und *Sal. atra* zeigen (Tabelle 13). Die Schwankungen sind bei den kleinen Arten wie *Molge vulgaris* und *palmata* sehr groß; das liegt aber

zum Teil an der sehr viel schwierigeren Präparation und Wägung dieser kleinen Herzen: wog doch das Herz bei einem Exemplar von *Molge palm.* nur 0,0010 g (!). — Ein deutlicher Geschlechtsunterschied scheint nur bei *Salamandra atra* zu bestehen.

Beim Vergleich von Tabelle 10 und 12 fällt auf, daß die mittleren Herzgewichte der Urodelenarten untereinander viel ähnlicher sind als die der Anuren unter sich; ein so gewaltiger Unterschied wie beispielsweise zwischen *Bufo vulg.* und *Bufo vir.* tritt niemals auf; am meisten differieren noch *Molg. vulg.* mit 2,07‰ und *Molge alp.* mit 1,78‰.

Die beiden Salamanderarten stimmen in Herzgewicht und Viskosität vollkommen überein, obwohl der Körpergrößenunterschied beträchtlich ist. Der Alpensalamander ähnelt aber „hinsichtlich seiner Lebensweise und seines Wesens und Gebarens ganz seinem größeren Verwandten“.

Unter den Molchen besitzt *Molge vulg.* das größte Herzverhältnis: er kommt als erster aus dem Winterquartier, oft schon im Februar. Er ist auch ebenso wie der Kammolch ein „Allerweltsbürger“. *Molge alpestris* dagegen bewohnt einen enger begrenzten Bezirk; trotzdem ist sein kleineres Herzgewicht auffallend, zumal da das Herz von *Molge palm.* wieder dem der anderen Molche entspricht.

Die Herzgewichte der Urodelen bestätigen uns wieder, was wir schon bei den Anuren festgestellt hatten, daß hauptsächlich die Leistung der Körpermuskulatur die Größe des Herzmuskels bestimmt. Da „die heimischen Wassermolche in Aufenthalt und Lebensweise, in Fortpflanzung und Gewohnheiten eine auffallende Ähnlichkeit zeigen,“ wie sie sich bei keiner anderen Amphibiengruppe wiederfindet, haben sich auch ihre Herzgewichte wenig differenziert, trotz verschiedener Verbreitungsgebiete.

Anhangsweise teile ich noch das Herzgewicht von einem Axolotl *Amblystoma mexicanum* (mit Kiemen, aber schon luftatmend) mit: Körpergewicht 145,65 g, Herzgewicht 0,191 g, 1,24⁰/₀₀; besagen tut diese Zahl wenig, da es sich ja um ein Zuchtexemplar handelt. Das Herz ist relativ klein, da *Amblystoma* ein wasserbewohnendes und sehr träges Tier ist.

Zusammenfassung.

Die individuellen Schwankungen im relativen Herzgewicht sind bei den Amphibien nicht unbedeutend, aber nicht größer als bei den Fischen. Wie bei diesen läßt sich eine Abhängigkeit des Herzgewichtes vom Körpergewicht nicht nachweisen.

Bei *Rana temp.* und *Bufo vulg.* bleibt das Herzgewicht im Jahreszyklus konstant; bei *Rana ridib.* ist es zur Laichzeit am höchsten, zu Beginn des Winterschlafes am niedrigsten.

Die Blutviskosität ist bei der gleichen Art und dem gleichen Geschlecht außerordentlich variabel; sie ist abhängig u. a. von der Zahl und Gestalt der roten Blutkörperchen.

Ein Kausalverhältnis zwischen Herzgewicht und Blutviskosität besteht nicht; beide wirken bei ihrer Vergrößerung für sich allein leistungssteigernd.

Fast stets sind die Schwankungen im Herzgewicht und Blutviskosität bei den Männchen größer als bei den Weibchen.

Den Haupteinfluß auf die Herzgröße scheint die Beanspruchung der Körpermuskulatur zu besitzen.

Wasserbewohner haben ein kleineres Herzgewicht als Landbewohner der gleichen Art oder Familie.

Bei Anuren beträgt das relative Lebergewicht bei Herbsttieren etwa das Dreifache von dem der Frühjahrstiere.

Bei *Alytes obst.*-Männchen beträgt der Julidurchschnitt der Erythrocyten 311000.

Literaturverzeichnis.

- Burton-Opitz, R.:** Vergleich der Viscosität des normalen Blutes mit der des Oxalatblutes, des defibrin. Blutes usw. Pflügers Arch. 82 (1900). — **Brehms Tierleben**, 4. Aufl., Bd. 4: Lurche und Kriechtiere, bearbeitet von F. Werner. Leipzig-Wien 1920. — **Determann, H.:** Die Viskosität des menschlichen Blutes. Wiesbaden 1910. **Dürigen, Br.:** Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897. — **Haan, J. de.:** Schwankungen in Blut und Gewebeflüssigkeit bei Sommer- und Winterfröschen. Biol. generalis (Wien) 3, H. 5/8 (1927). — Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie von Bethe, Bergmann, Embden, Ellingér, Bd. 6 und 7. 1928. — Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgeg. von Winterstein, Bd. 1. Jena 1912. — **Heesen, W.:** Über die Zahlenverhältnisse der roten und weißen Blutkörperchen der heimischen Amphibien. Z. vergl. Physiol. 1 (1924). — **Hess, W.:** Viskosität des Blutes und Herzarbeit. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich 1906. — **Hesse, R.:** Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jb., Zool. 38 (1921). (Mit weiterer Literaturangabe.) — **Hirsch, C.:** Über die Beziehungen zwischen dem Herzmuskel und der Körpermuskulatur und über sein Verhalten bei Herzhypertrophie. Dtsch. Arch. klin. Med. 64 (1899); 68 (1900). — **Johannsen, W.:** Elemente der exakten Erblichkeitslehre mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik, 3. Aufl. Jena 1926. — **Kremer, J.:** Veränderungen der Amphibienleber im Hungerzustand. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 28 (1932). — **Mertens, R.:** Zur Naturgeschichte europäischer Unken. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 11 (1928). — **Mertens, R. u. L. Müller:** Liste der Amphibien und Reptilien Europas. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 41 (1928). — **Schreiber, E.:** Herpetologia europaea, 2. Aufl. Jena 1912. — Tabulae biologicae, herausgeg. von C. Oppenheimer und L. Pincussen, Suppl. 2 (Bd. 6): Zoologie. Berlin 1930. — **Trommsdorff, E.:** Untersuchungen über die innere Reibung des Blutes usw. Arch. f. exper. Path. 45 (1901). — **Weber, W.:** Die Viskosität des Blutes und Serums im Höhenklima. Z. Biol. 70 (N. F. 52) (1919/20). — **Wismar, H.:** Untersuchungen über die physikalischen Elemente des Blutes von *Rana temp.* Biol. generalis (Wien) 10, Lief. 1 (1934). — **Zepp, R.:** Beitrag zur vergleichenden Untersuchung der heimischen Froscharten. Z. Anat., 69.

WIE ENTSTEHT EIN WESPENNEST ?

I. Teil.

BEOBSACHTUNGEN UND VERSUCHE ÜBER DEN PAPIERBEREITUNGS- INSTINKT BEI VESPA, DOLICHOVESPULA UND MACROVESPA.

Von

WOLFGANG WEYRAUCH¹.

Mit 1 Textabbildung (3 Einzelbildern).

(Eingegangen am 8. Juni 1935.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Die Rohstoffquellen des Wespenpapiers	401
α) Außerhalb des Nestes	401
a) Allgemeine Übersicht	401
b) Die gewöhnlichen Rohstoffquellen der einzelnen Wespenarten . .	402
c) Ungewöhnliche Rohstoffquellen	405
d) Über die Entfernung der Rohstoffquellen vom Neste	406
e) Die Ursachen der vorwiegenden Ausbeutung einer nahen, günstigen Baurohstoffstelle	408
f) Über zeitweilige Vorliebe einzelner Wespen für eine bestimmte Be- zugsstelle	409
β) Am Neste	409
Die Gewinnung des Holzstoffes	410
Transport und weitere Zubereitung des Holzbreis	412
Die Verwendungsmöglichkeiten des Papierbreies	413
Das Suchen nach einer geeigneten Baustelle	413
Das Ausmessen des Baugrundes	415
Der Bau eines Papierstreifens	416
Das Bauen als solitäre Tätigkeit	423
Die Beteiligung der verschiedenen Einwohner am Bauen	423
Einfluß der Tageszeit auf das Bauen	424
Einfluß der Temperatur auf das Bauen	424
Zusammenschau der Ergebnisse	426

Die Rohstoffquellen des Wespenpapiers.

α) *Außerhalb des Nestes.*

a) *Allgemeine Übersicht.*

Es gibt nur wenige Beobachtungen über die Bezugsquellen des Materiales, aus dem die sozialen Wespen die papierartige Masse, aus denen ihre Nester bestehen, bereiten. Doch hat man aus der Farbe und feineren Beschaffenheit des Nestes Schlüsse auf seine Herkunft gezogen. Hier danken wir CH. JANET und BISCHOFF die umfassendsten Angaben. Allerdings können solche Schlüsse direkte Beobachtungen nie ganz ersetzen. Vor allem war, worauf auch BISCHOFF besonders hinweist,

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

die Frage nach der Herkunft des stark unterschiedlichen Baumaterials der beiden nahverwandten Arten *Vespa germanica* und *V. vulgaris* zu klären.

Ich stellte darum hierüber systematische Beobachtungen an. Dabei ließ sich der grundlegende Unterschied erhärten, der in Hinsicht auf die Bezugsquellen des Baurohstoffes zwischen *Vespa vulgaris* und *Macrovespa crabro* einerseits und sämtlichen übrigen einheimischen Arten andererseits besteht.

Diese letzteren: *Dolichovespula media*, *D. silvestris*, *D. norvegica* var. *norvegica*, *D. norvegica* var. *saxonica*, *Vespa germanica* und *V. rufa* verwenden nur Holz und dieses nur, soweit es noch so zäh ist, daß auch bei stärkster Zerkleinerung die faserige Struktur des Bastes deutlich erkennbar bleibt. Da die Wespen gewöhnlich nur an solches Holz gehen, das an der Oberfläche grauverwittert und darum leichter zu gewinnen ist, haben ihre Nester die typische, vorwiegend graue Farbe. Und daher läßt ihr Papier ein feinfaseriges Gefüge erkennen, das bei den verschiedenen Arten die verschiedensten Grade von Dichte hat, je nachdem ob die einzelnen Holzfasern näher beinanderliegen oder mehr netzbildend auseinandergezogen sind. Das Papier dieser Arten ist mehr oder weniger elastisch, biegsam.

Die andere Gruppe verarbeitet Holz und anderes Material nur, soweit es so mürbe ist, daß es sich leicht zu einem Gemisch verarbeiten läßt, das mehr grobsplitterige oder krümelige Struktur erkennen läßt. Da diese Arten Holz also nur soweit verarbeiten, wie es bereits faulig mürbe ist, haben ihre Nester den charakteristischen bräunlichen Ton; die von *V. vulgaris* in der Regel einen vorwiegend hellbraunen. Die Hornissenester sind nicht so vorwiegend hell, sondern abwechslungsreicher, bald heller, bald dunkler braun. Die feinere Struktur des Papiers dieser Arten zeigt keine Dichtenuancen: Alle einzelnen Teilchen liegen lückenlos dicht beieinander als ein Gemisch von rundlich-körnigen Krümeln und kurzen dicken Splittern.

b) Die gewöhnlichen Rohstoffquellen der einzelnen Wespenarten.

Dolichovespula media DEG. verarbeitet so hartes Holz wie keine andere Wespe. Am häufigsten besucht sie die weißlich grauen, aufgesprungenen, rindeentblößten Stellen, die sich oft an den unteren Stammteilen älterer, sonst noch unversehrter Pappelbäume befinden. Daher hat das Grau ihrer Nester meist eine hellere Tönung als im Durchschnitt bei den übrigen Arten. Pfosten besucht sie nur soweit, wie diese noch nicht lange entrindet, erst wenig grau und jedenfalls noch vollkommen glatt sind. Gelegentlich sah ich sie auch an solchen Pfählen, die überhaupt noch nicht der Verwitterung ausgesetzt gewesen waren und darum noch ihre sehr helle, bräunlichgelbliche Farbe hatten.

D. silvestris SCOP. (= *holsatica* FABR.) verarbeitet nicht so hartes Holz wie *D. media*. Sie besucht ebenfalls mit Vorliebe die rindeentblößten Holzstellen lebender Stämme alter Pappelbäume. Aber an denselben Stellen, wo *D. media* sich an die obersten, frischesten Randteile hält, besucht *D. silvestris* die mittleren Teile, die schon länger bloß liegen und mehr verwittert sind.

An denselben Stellen wie *D. silvestris* kann man auch *D. norvegica* F. var. *saxonica* F. beobachten. Aber in der Regel verarbeitet *D. saxonica* Material, das etwas mehr verwittert ist als das, woran *D. silvestris* sich hält. Sie leitet damit über zu der folgenden Gruppe, mit deren Vertretern sie sich häufig an denselben Pfählen sehen läßt, an Pfählen, die so verwittert sind, daß *D. silvestris*, geschweige *D. media* dort nie Holz holen würden.

Die stärker verwitterte Oberfläche solcher Pfähle, die bereits stellenweise kurze, schmale Risse haben, sind die gewöhnlichen Bezugsquellen von *Vespa germanica* F. und *V. rufa* L. Zwischen beiden Arten besteht in dieser Hinsicht kein Unterschied. Oft sind so verwitterte Zaunpfähle stellenweise von einem grünlichen Algenbelag überzogen. Daher findet man an Nestern von *D. saxonica* und *V. germanica* oft entsprechende grünlichgraue Streifen, die in den Nestern von *D. media* fast nie, in denen von *D. silvestris* seltener vorkommen.

Vespa vulgaris L. gewinnt Baurohstoff „ausschließlich aus dem faulig-mürben, vermorschten, gelblichen bis hell- oder seltener dunkelbräunlichen Holz, wie z. B. im Inneren der alten, stehengebliebenen Baumstümpfe. Sehr gern wird auch Torf von Torfballen oder in Moorgegenden von Torfstichen usw. gewonnen. Wie überhaupt ausschließlich und alles holzige Material zum Nestbau verwendet wird, das so mürbe ist, daß man es zwischen den Fingern leicht zu winzigen Fusselchen zerreiben kann. In Gegenden, wo *V. vulgaris* häufig ist, fand ich öfters senkrecht in die Erde getriebene, armdicke, äußerlich oft noch vollkommen unversehrte Zaunpfähle, von deren Schnittfläche her in das morsche Innere des Stammes eine schachtartige Höhlung hineingetrieben war. Unzählige *Vulgaris*-Arbeiterinnen fressen sich in solche Pfähle von Jahr zu Jahr weiter hinein. Derartige Holzbergwerke, wie ich sie häufig in Süddeutschland und in der Eifel fand, verraten sich im Sommer am Tage leicht durch den an der verhältnismäßig kleinen Öffnung oft sehr regen Betrieb von ein- und ausfliegenden Wespen. Hält man an warmen Herbsttagen ein Fangnetz über die Öffnung solches sonst ausgangslosen unterirdischen Holzschachtes und erschüttert man den Pfahl, so fängt man oft 20 bis 30 *Vulgaris*-Arbeiterinnen, die zu gleicher Zeit im Schachte arbeiteten“ (Verf. 1935 c). Stämme mit *feucht*-morschem Innern, das pilzig-faul riecht, werden vor trocken-morschem Material bevorzugt. Die Verarbeitung ist bei jenem ja auch leichter, da es schon vorgefeuchtet und weicher ist.

Die Nester von *V. germanica* und *V. vulgaris* stimmen der größeren Gesamtarchitektur nach so vollkommen überein, daß man sie nur danach nicht leicht unterscheiden kann. Das ermöglicht nur der auffallende und durchgehende Unterschied im Grundton der Farbe, die den verschiedenen Rohstoffquellen entsprechend bei *V. germanica* stets mittelgrau, bei *V. vulgaris* stets braun, in der Regel hellbraun ist.

BISCHOFF bringt nun den interessanten Hinweis, daß in „offensichtlichem Zusammenhang“ mit diesen Verhaltensunterschieden ein entsprechend geringfügiger, morphologischer Unterschied diese beiden Arten, die sonst im Arbeiterinnenstande oft kaum zu unterscheiden sind, eindeutig trennt: Der proximale Zahn an den Mandibeln ist bei *V. germanica* wie bei allen übrigen genannten Wespen etwas länger und wesentlich zugespitzter als bei *V. vulgaris*.

Die Hornisse *Macrovespa crabro* L. hält sich, ähnlich wie *Vespa vulgaris*, ausschließlich an sehr leicht gewinnbares Material, wie besonders die mürbsten, inneren, ein wenig angefaulten Teile schon lange toter Aststümpfe an alten Bäumen. Ich habe sie beobachtet an Pappeln, Buchen, Nußbäumen, Kirsche, Apfelbaum, Kiefer, Fichte und Eiche. Nicht selten beißen die Tiere an schon lange gelagerten alten Baumstämmchen von deren Schnittfläche her seitlich in dem fauligen, aber noch kompakten Inneren des Stammes eine schachtartige Höhlung aus. Einige Male bin ich solchen Holzbergwerken in der Eifel auch in Form von senkrecht in der Erde stehenden Zaunpfählen begegnet. Äußerlich waren sie oft noch vollkommen unversehrt. Nur von oben her waren sie an der Schnittfläche durch den ständig einsickernden Regen im Laufe der Zeit in ihrem inneren Teile faul geworden. In einem Falle reichte die nur von Hornissen hergestellte Höhlung etwa 90 cm weit bis nahe an den Fuß des Zaunpfostens. Einen fast ebenso langen Schacht fand ich in dem fauligen Inneren des Wurzelarmes eines Eichenbaumstumpfes, der durch die Lehm Böschung eines später angelegten Hohlweges ungefähr in Armdicke angeschnitten war. Der Verkehr der aus- und einfliegenden Arbeiterinnen ist an solchen Schachteingängen im September so lebhaft, daß einen die Landbevölkerung auf Befragen nach Hornissennestern immer wieder auf solche Schächte hinweist.

Außerdem verwendet die Hornisse, allerdings in viel geringerem Umfange¹ als morsches Holz, die grüne Rinde der Stengel junger Triebe

¹ Bezeichnend dafür ist, daß JANET (1895 b), diesem hervorragenden Beobachter der sozialen Wespen, die behauptete Verwendung der Rinde lebender Bäume unglaublich scheint. Obwohl er gesehen habe, wie die Hornissen im September und Oktober die Rinde der Eichen in der Nähe ihres Nestes angegriffen hätten, so habe er doch keine Spuren davon am Nestbau der betreffenden Hornissen auffinden können. Sie schienen also die Rinde nur des Saftes wegen zu besuchen, der aus den angegangenen Rindenstellen fließt. Allerdings, diese letzteren Bäume: ältere Eichen, Birken usw. besuchen die Hornissen im Stammteile nicht zur Holzstoffgewinnung, sondern nur zur Saftgewinnung: ich habe stundenlang an solchen reich beflügten, angegangenen Rindenstellen beobachtet und nie eine *crabro* mit einem Baustoffklümpchen abfliegen sehen. Baurohstoff gewonnen wird nur an der grünen Rinde der jüngsten Triebe, die wiederum nach meinen Beobachtungen nie um der Saftgewinnung angenagt werden.

lebender Bäume. Eschen werden auffallend bevorzugt. In Deutschland beobachtete ich auch in Gegenden, in denen sicher hinreichend morsches Holz vorhanden war, verschiedentlich Hornissen beim Abnagen der grünen Rinde an den äußersten Enden von Eschentrieben, die strauchartig hoch aus einem abgehauenen Ast- oder Stammstumpfe aufgeschossen waren. Diese jungen Eschentriebe üben offenbar eine besondere Anziehungskraft auf Hornissen aus. Aber im Gesamtrohstoffverbrauche der Hornissen überwiegt in Deutschland stark das faulig morsche Holz im Inneren alter Baumstämme. Anders in wärmeren Gegenden, in denen es nur wenig Holz gibt, das zudem bei der Trockenheit meist nicht fault und wo sonst nur das sehr harte und den Hornissen darum nicht zugängliche Holz der Olivenbäume zur Verfügung steht. Dort decken die Hornissen nach meinen Beobachtungen ihren gesamten Bedarf an Baurohstoff an den jungen Eschentrieben, so auf Korsika bei Bastia, so auf Sardinien bei Sassari und Bosa.

Die Hornisse zeichnet sich vor allen anderen einheimischen Wespenarten durch ein ausgesprochenes Wärmebedürfnis aus. So erscheint sie bei uns später im Jahre als jene. Und so entfaltet sich ihr Leben in voller Aktivität nur im Süden. Aus der damit zusammenhängenden Vorliebe für diese Gegend einerseits und der Armut dieser Gegenden an faulem, morschem Holz andererseits könnte sich vielleicht die eigenartige Instinktabweichung entwickelt haben, anstatt des morschen Inneren von Baumstämmen die grüne Rinde von Stengeln frischer junger Triebe der Esche zu verarbeiten, eines Baumes also, der in Südeuropa häufig ist. Das krümelige Gemisch, das aus den beiden verschiedenen Materialien hergestellt wird, ist ja fast gleich. Aber wie grundverschieden sind die Reizsituationen, durch die diese beiden Zellstoffquellen vermittelt werden! Wieder ein Beleg dafür, wie die Natur dasselbe Ziel auf verschiedenen Wegen erreichen kann, und wie dabei im Verhalten der Tiere äußere Sinnesreize als bloße Handlanger der gerade aktuellen Bestrebungen verwendet werden. Deshalb lösen entsprechende Sinnesreize nicht nur reflektorisch entsprechende Reaktionen aus. Vielmehr können die verschiedensten Sinnesindrücke, wie im angeführten Falle, zu demselben Handeln führen und andererseits der gleiche Sinnesindruck, je nach der inneren Einstellung des Tieres, in verschiedener Verwertung zu verschiedensten Tätigkeiten.

c) Ungewöhnliche Rohstoffquellen.

Daß Wespen anstatt Holz gelegentlich auch *Papier* als Baurohstoffquelle benutzen, ist verschiedentlich berichtet worden, seit v. SIEBOLD darauf bei *Polistes* hinwies. Aber dies bleiben stets Ausnahmen. Ich konnte alle angeführten Wespenarten *zwangsweise* dazu bringen, jedes beliebige Papier von weichstem Toilettenpapier bis zum stärksten Zeichenpapier zu verwenden, wenn ich Fetzen davon in oder an ihre Nester

feststeckte. Die Wespen beißen diesen Fremdkörper dann stückchenweise ab und verwenden die dabei gewonnenen Abfälle oft wieder zum Bauen. Aber ich habe nur selten gesehen, daß Wespen *freiwillig* an Papier gegangen wären, das außerhalb ihres Nestes herumliegt. Unser Papier ist ja auch oft schwerer zu zerkleinern als das Rohmaterial der Wespen.

Dasselbe was hier für die Verwendung von Papier als Rohstoffquelle auseinandergesetzt wurde, gilt auch für die gelegentliche Verwendung von *Tuchen* und *Lumpen*. So schreibt BISCHOFF von einer Wespenwabe: „Das betreffende Volk von *Vespa vulgaris* L. hatte sich in einer Kiste, in der farbige Schnüre und Tuche lagen, niedergelassen. Die Wabe ist entsprechend grün, rot, blau und violett gestreift, dazwischen hellbräunlichgrau in einer Tönung, die mit der der Holzkiste übereinstimmte.“ Der Abbau dieser Stoffe ist für die Wespen noch viel schwieriger und zeitraubender als der des Papiers.

d) Über die Entfernung der Rohstoffquellen vom Neste.

Im großen ganzen nutzen die Wespen die nächstgelegenen Holzquellen aus. In seltenen Fällen trifft es sich bei unterirdisch nistenden Wespen so, daß eine geeignete Holzstoffquelle unmittelbar an ihr Nest stößt. So habe ich verschiedentlich Nester von *V. vulgaris* und *M. crabro* gefunden, die unmittelbar an einem dicken, faulig morschen Wurzelstrunk lagen, so daß dieser bei Erweiterung des Nistraumes ständig mit abgetragen werden mußte. Das auffallend häufige Vorkommen entsprechender Farbe am gleichen Neste ließ keinen Zweifel darüber, daß das abgetragene Material ausgiebigst zum Anbau verwendet worden war. In torfreichen Gegenden legt *V. vulgaris* ihre Nester mit Vorliebe im Torfmoor an, so daß das Nest allseitig von Torferde umgeben ist. In diesen Fällen zeigen die Nester stets neben einzelnen verschiedenfarbenen Streifen stark überwiegend die gleiche dunkelbraune bis bräunlichschwarze Farbe, die die umgebende Torferde hat. Da wurde also zweifellos der weitaus größte Teil des gesamten Bedarfes an Baurohstoff aus dem Materiale gedeckt, das zur Erweiterung des Nistraumes abgetragen werden mußte.

In der Regel müssen die Wespen einen weiteren Weg im Fluge zurücklegen, um zur Rohstoffquelle zu gelangen. Gewöhnlich weisen die Nester in Mitteleuropa ein sehr buntes Gemisch verschiedenfarbigster Streifen auf. Das zeigt an, daß in der Umgebung sehr viele verschiedene Holzbezugsquellen vorhanden sind und von den betreffenden Wespenvölkern ausgebeutet werden. In den selteneren Fällen, in denen Nester durch starkes Vorwiegen oder fast ausschließliches Vorkommen der feinsten Nuance eines bestimmten Farbtones auffallen, kann man stets schließen, daß in nächster Umgebung eine Bezugsquelle vorwiegend oder fast ausschließlich besucht wird. Das kann *zwangsweise* oder *freiwillig* geschehen. Dafür je ein Beispiel aus zahlreichen notierten Einzelfällen.

Einige Nester von *Vespa germanica* hatten fast ausschließlich abweichend vom normalen, reinen Grau einen charakteristischen, gleichen ins Schmutzigbräunliche gehenden grauen Farbton. Sie lagen im Flachlande in der Erde unter schmalen Wiesenstreifen an Fahrwegrändern inmitten von Feldern, in einem Gelände, in dem im Umkreise von wenigstens 2 km kein Pfahl, kein Baum, kein Strauch oder sonst etwas vorhanden war, das als Holzstelle in Frage gekommen wäre außer den Masten einer Telegraphenleitung, die durch das Gelände ging. Und diese Masten hatten an der stark verwitterten Oberfläche genau denselben, schmutzigbräunlichen, ins Graue gehenden Farbton dieser Nester. In diesem Falle waren die Wespen also auf die Ausbeutung der einzigen Möglichkeit in der näheren Umgebung angewiesen.

Ein Beispiel für den anderen Fall: In einem kleinen Dorfe hing unter dem Dache auf dem Boden eines Hauses ein Hornissennest, das denselben dunklen rötlichbraunen Farbton hatte, in dem sich nur sehr vereinzelt andere und verschiedenfarbene Streifen fanden. In der Nähe dieses Nestes war eine kleine Lücke im Dache, durch die die Hornissen ins Freie gelangten. Etwa 15 m gerader Luftlinie entfernt von dieser Lücke befand sich der oben beschriebene 90 cm tief ausgehöhlte Hornissen-Holzschacht, in einem der Zaunpfähle, die das kleine Gärtchen des Hauses einsäumten. Die Holzbreiklumpchen, die die Tiere aus diesem Schachte heraustrugen, hatten genau dieselbe Farbe wie das genannte Nest. Von dem Eingang dieses Schachtes zu dem Flugloche der Wespen im Hausdache ging eine gerade Flugbahn, die im September durch die ständig zahlreich hin- und herfliegenden Hornissen dauernd klar bezeichnet war. Es gab schon im Umkreise von 30—50 m um dieses Nest verschiedene Stellen, an denen sich gelegentlich Hornissen bei der Baustoffgewinnung beobachten ließen. Daraus geht eindeutig hervor, daß die Wespen sich auch bei Möglichkeit, in der näheren Umgebung an verschiedenen Stellen Baustoff zu gewinnen, doch fast ausschließlich an eine einzige Bezugsquelle halten, wenn eine sehr günstige so nahe beim Neste liegt wie hier. Zur Verdeutlichung dieses Falles noch folgenden Zusatz. Ich kannte die Nester und Holzbezugsquellen in diesem Dorfe durch häufige Besuche und Befragen der Einwohner sehr gut. Etwa 200 m entfernt von dem genannten Hornissenneste befand sich ein anderes unter dem Dache in der Scheune eines Bauerngehöftes, das die gleiche vielfältige Umgebung von kleinen, mit Obstbäumen, Strauchwerk und niederen Pflanzen reich bestandenen Gärtchen hatte. Nur daß sich in dieser Umgebung im Umkreise bis zu 30 m gar keine Hornissenholzstelle befand und im Umkreise von 30—80 m verschiedene von Hornissen regelmäßig besuchte Baustoffbezugsstellen lagen, darunter aber keine so auffallend gut besuchte wie bei dem anderen Neste. Das Nest der Hornissen in dieser Scheune zeigte dementsprechend ein sehr nuancenreiches Gemisch von hellsten zu dunkelsten braunen Farbtönen, ohne

daß eine Farbnuance überwog. Das zeigt, daß die Hornissen des anderen Nestes im Hausboden, denen eine ganz entsprechende Umgebung mit entsprechenden Ausbeutungsmöglichkeiten zur Verfügung stand, sich freiwillig auf die eine günstige Holzquelle beschränkten, nur weil diese in allernächster Nähe des Nestes lag.

e) Die Ursachen der vorwiegenden Ausbeutung einer nahen günstigen Baurohstoffstelle.

Es findet bei den sozialen Wespen keine Benachrichtigung von Nestgenossen durch die Finderin einer günstigen Baustoffstelle statt. Die Arbeiterinnen eines selben Nestes finden also jede einzeln wieder eine solche nahe gelegene günstige Sammelstelle. Daß sie dabei alle dieselbe Stelle kennenlernen, vorausgesetzt, daß sie günstig ist und nahe liegt, wird durch das Zusammenspiel folgender Verhaltenszüge gewährleistet.

1. Bei ihren ersten Orientierungsflügen lernt die junge Wespe die Umgebung durch systematisches Abfliegen kennen. Dabei wird die nächste Umgebung am gründlichsten erfaßt: Der Flug der Wespe ist anfangs sehr langsam, die Schleifen des Flugweges sind kurz und liegen dicht beieinander. Je weiter sich die Wespe vom Neste entfernt, um so schneller wird ihr Flug und um so weiter und lockerer liegen ihre Flug Schleifen auseinander. Wenn die nächste Umgebung allseitig gleich stark gegliedert ist, werden die Orientierungsflüge ziemlich konzentrisch um das Nest herumgelegt. Somit ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Wespe in die Nähe jeder vorhandenen günstigen Holzstelle kommt, um so größer, je näher diese Stelle dem Neste liegt.

2. Auf die engere Lokalität werden die Wespen dann durch die dort ab- und anfliegenden Genossinnen hingewiesen. Die sozialen Wespen werden nämlich, wie fast alle in geselligen Verbänden lebenden Tiere von ihresgleichen stark angezogen, auch wenn sie diesen irgendwo außerhalb des Heimes begegnen: sie begeben sich, sobald sie einen Artgenossen bemerken — bei den Wespen erfolgt dies teils durch den optischen Eindruck teils durch die Lufterschütterungen der fliegenden Tiere — zu ihnen hin, ohne jeden Zweck, „nur-so, -um-beieinander-zu-sein“. Befinden sich ihre Artgenossinnen dann gerade an einer biologisch bedeutsamen Stelle, so werden die Ankömmlinge auf diese direkt gestoßen.

3. Hinzu kommt noch, daß die sozialen Wespen ständig einen bestimmten, arteigenen Geruch ausscheiden, der ihnen untereinander die gegenseitige Erkennung gleicher Art- und Nestgenossen ermöglicht. Dieser Geruch überträgt sich auf alles, mit dem die Wespen häufiger in Berührung kommen. So haftet er am stärksten dem Neste, insbesondere den Waben an. Ebenfalls sehr stark dem Nistraume, auch nachdem man das Nest entfernt hat. Ebenfalls den angegangenen Rindenstellen der Bäume, an denen die Hornissen Saft gewinnen. Ebenso den Holzschächten. Dieser arteigene Geruch übt nun auf herumsuchende Wespen,

ganz unabhängig davon, ob die biologisch bedeutsamen Dinge, denen er anhaftet, gerade wahrnehmbar sind oder nicht, eine Anziehungskraft aus, die zum Verweilen und eingehenderer Untersuchung dieser Stelle führt.

f) *Über zeitweilige Vorliebe einzelner Wespen für eine bestimmte Bezugsquelle.*

Im allgemeinen scheint die einzelne Wespe einer bestimmten Holzquelle, die sie einmal für gut befunden hat, längere Zeit treu zu bleiben.

So habe ich einige Fälle notiert, in denen gezeichnete Arbeiterinnen von *Vespa rufa* und solitäre Königinnen von *Vespa germanica* immer wieder denselben Zaunpfahl zum Holzholen besuchten.

So hatte auch nach JANET (1903) eine solitäre Hornissenkönigin der Farbe ihres Nestes nach nur an zwei Stellen gesammelt: Denn der Gipfel der Hülle, das Stielchen und der Boden der ersten 8 Zellen waren von einheitlich dunkelbrauner Farbe, während der Rest hellbraun war. Zwischen beiden Teilen war eine kleine Partie wechselnder Bänder, brauner und weißer. Die Königin hatte also, wie JANET jedenfalls mit Recht annimmt, eine Hauptbezugsquelle und wechselte diese, nachdem sie zwischendurch kurze Zeit mehrfach herumgesehen hatte.

Ich fand ebensolch ein Nest von *Dolichovespula saxonica*, aus dem noch keine Imagines geschlüpft waren und an dem somit ausschließlich die Königin gebaut hatte. Die Zellen waren von gleichem Dunkelgrau mit Ausnahme eines Kranzes von jüngsten Zellen und Zellaufsätzen, die weiß waren, mit einem Anflug in ein sehr helles Blau. Die ersten zwei Mantelhüllen waren einheitlich aus demselben Dunkelgrau. Die dritte vollendete Hülle war in der oberen Hälfte ebenso, in der unteren, also jüngeren aus demselben weiß mit dem schwach bläulichen Anflug. Die vierte Hülle, die erst eben begonnen war, hatte ausschließlich das charakteristische, seltene Weiß. In der dritten Mantelhülle fanden sich am Übergang der dunkelgrauen zur weißen Zone einige wenige Streifen der gleichen dunkelgrauen und der gleichen weißen Farbe durcheinander. Dieser Befund darf wohl so gedeutet werden, daß die Wespe nur eine Holzquelle hatte, diese später wechselte und zwischendurch in einer kurzen Übergangsperiode, noch unentschieden, abwechselnd die alte und die neue Holzquelle besuchte.

g) *Das eigene Nest als Bezugsquelle für Baustoff.*

Mit dem fortschreitenden Wachstum der Waben geht der ständige Abbau der Nesthülle im inneren Teile Hand in Hand. Das abgebaute Material wird nicht immer als Abfall aus dem Neste geschafft. Oft wird es als Rohstoff zum Bau von jedem beliebigen Nestteile verwendet. Doch sind die so gewonnenen Rohstoffmengen natürlich immer gering gegen die, die außerhalb des Nestes gewonnen werden.

Ebenfalls werden die Reste der Gespinstdeckel, die nach dem Schlüpfen der Imagines von den leeren Puppenzellen abgebissen werden, nach meinen Beobachtungen an künstlichen Nestern von allen genannten Wespen zum Bau jedes Nestteiles verwendet. Die Bedeutung dieser Rohstoffquelle ist aber relativ so gering, daß sie praktisch im Gesamtrohstoffverbrauche nicht ins Gewicht fällt.

Damit wird die Vermutung JANETS (1895 a) bestätigt, daß rein weiße Streifen, die er im Mantel von *media*-Nestern fand, aus Gespinstdeckelresten stammen.

Die Gewinnung der Holzfasern.

Wie die Holzfasern außerhalb des Nestes gewonnen werden, sei für *Vespa germanica* näher beschrieben. Es gibt in Mitteleuropa im Spätsommer wohl keinen älteren, rindelosen Zaunpfahl, der nicht, besonders stark in seinem obersten Teile, von zahllosen hellen, etwa 2 mm breiten und etwa 2 cm langen senkrecht stehenden Flecken übersät ist. Bei näherem Hinsehen erweist sich solcher Flecken als ein Strich, durch den faserig das unter der Oberfläche liegende noch hellere, nicht so verwitterte Holz aufgerissen ist. An solchen Stellen kann man denn auch oft Wespenarbeiterinnen sitzen sehen, die mit der Gewinnung des Holzstoffes beschäftigt sind. An der Stelle des Holzes, die das Tier unter deutlich hörbarem, knisterndem Reißen beknabbert, läßt es aus dem Munde Flüssigkeit austreten, die, die engste Arbeitsstätte durchtränkend diese dunkler erscheinen läßt. Diese Flüssigkeit durchweicht die Holzunterlage und erleichtert so wesentlich das Abreißen der Fasern. Außerdem hält diese Flüssigkeit die so gewonnenen Holzsnippelchen unter dem Kinn der Wespe zusammen. Gleichzeitig kriecht die Wespe äußerst langsam rückwärts, genau senkrecht nach unten. Meist kriecht die Wespe an demselben Holzstrich, den sie so bearbeitet hat, noch einmal in die Höhe, um ihn dann nochmals vom Anfang oben bis zum Ende unten rückwärts-kriechend zu bearbeiten. Das ist sehr vorteilhaft: denn wie man sieht, hebt sich dieser Strich noch eine Zeitlang nach der Bearbeitung, von Flüssigkeit durchtränkt, dunkler von der Umgebung ab. Die Wespe spart also an Flüssigkeit und Kraft, wenn sie die schon einmal durchweichte Holzstelle nochmals bearbeitet. Aber nicht immer verfährt die Wespe so. Oft reißt sie bei der Gewinnung der Holzfasern für ein Breiklumpchen nur *einen* Strich, der dann stets länger, gewöhnlich etwa doppelt so lang wie der Strich ist, den sie zweimal bearbeitet. Nicht selten aber setzt das Tier auch dreimal zu neuen Gängen an, bis es hinreichend viel Fasern zusammen hat. Übersicht 1 gibt im einzelnen einen

Übersicht 1.

Zahl der Einzelgänge zur Gewinnung eines Holzstoffklumpchens	Gesamtlänge der Holzstoffquelle in cm	Länge der Einzelgänge in cm			Gesamtzeit der Holzstoffgewinnung in Sek.	Zeit der Holzstoffgewinnung bei den Einzelgängen in Sek.			Gewinnung des Holzstoffes für ein Klumpchen	Lage der Holzstoffquelle den Einzelgängen an Zaunpfahl		
		1.	2.	3.		1.	2.	3.		oben	Mitte	unten
1	5	5	—	—	65	65	—	—	an derselben Stelle	+		
2	4	4	—	—	55	55	—	—			+	
2	4	2	2	—	50	25	25	—	an verschiedenen Stellen	+		
2	4	2	2	—	60	30	30	—		+		
3	4½	1½	1½	1½	70	20	20	30	an derselben Stelle	+		
3	6	2½	1½	3	160	45	10	105	an verschiedenen Stellen	1.	2.	

Überblick über diese Verhältnisse bei einigen verschiedenen solitären, nestgründenden Königinnen von *Vespa germanica*, die ich an Zaunpfählen an einem Wiesenrande beobachtete. Diese Übersicht zeigt ferner in der vorletzten Spalte, daß der zweite oder dritte Weg der Wespe nicht immer den ersten überlagert, sondern daß die Wespe oft den Platz wechselt. Das geschieht laufend oder fliegend oder im flügelstirrenden Laufe. Gewöhnlich liegen diese verschiedenen Stellen, die bei der Gewinnung eines Breiklumpchens angerissen werden, ziemlich nah beieinander. Oft aber auch weit entfernt oben und unten am Zaunpfahl. Z. B. liegt die erste Stelle der sechsten, letzten Wespe in der Übersicht ganz oben am Zaunpfahl; ihre zweite Stelle in dessen Mitte; ihre dritte unten. Ja, sehr selten verläßt die Wespe sogar den Zaunpfahl und fliegt zu einem anderen nahestehenden, um dort die Fasergewinnung zu vollenden. Manchmal glaubt man zu erkennen, daß eine ungünstige, zu harte, zu wenig verwitterte Holzstelle Anlaß wird, daß die Wespe einen weiteren Versuch an anderer Stelle tut. In vielen Fällen liegen aber wohl keine äußeren Anlässe für die angeführten Verschiedenheiten im Verhalten vor. Vielmehr scheint dann allein das lebhaftere, nervöse, wechselsüchtig unruhige, spontane Temperament der Wespe der Urheber. Hat das auf diese Weise gewonnene Holzbreiklumpchen ein gewisses Quantum von etwa Senfkorngröße erreicht, so steht die Wespe von weiterer Rohstoffgewinnung ab. Die zweite Spalte der Übersicht zeigt, daß die Gesamtlänge des Holzstriches, den die Wespe auf einem oder verschiedenen Gängen beknaßert, nicht genau fixiert ist, sondern innerhalb ziemlich enger Grenzen (von 4—6 cm) schwankt. Viel stärkeren Schwankungen ist die Zeit ausgesetzt, die die Wespe insgesamt zum Abreißen der Holzfasern benötigt. 50—70 Sek. bei 20° C ist das Normale. Aber ich habe auch über 200 Sek. notiert. Unter 40 Sek. kommen unter normalen Umständen wohl nicht vor. Welche Faktoren bestimmen nun dieses Ende der Rohstoffgewinnung? Ist es nur die bestimmte Größe oder Schwere des Holzbreiklumpchens? Oder spielt auch die Zeit mit, die das Tier auf die Fasergewinnung gewandt hat? Darüber schafften folgende, oft wiederholte Versuche Klarheit.

Versuchsgruppe 1. Ich scheuchte Wespen, die sich erst eben niedergelassen hatten, auf. Und dies immer wieder, sooft sie sich am gleichen oder nahestehenden Zaunpfählen niedergelassen hatten. Die Wespen ließen sich auf diese Art meist 5—6mal länger hinhalten als sie sich sonst in der Regel im ganzen bei der Gewinnung aufhalten. Dann flogen sie aber endgültig fort, und zwar in dem typischen geraden Weitstreckenflug, also offenbar nach Hause. Und dies, obwohl sie erst ein winziges, kaum stecknadelkopfgroßes Klumpchen Holzbrei gewonnen hatten und dazu insgesamt höchstens 10—20 Sek. mit dem Abbeißen von Holzfasern zugebracht hatten.

Folgerung aus Versuchsgruppe 1. Es ist also nicht nur eine gewisse Größe, gegebenenfalls Schwere des Holzbreiklumpchens dafür entscheidend, ob die Arbeit beendet ist. Vielmehr spielt auch der Ablauf der Zeit eine Rolle, die unter normalen Umständen auf die Gewinnung eines Breiklumpchens gewandt wird: derart, daß diese Zeit künstlich nicht beliebig verlängert werden kann. Denn bei Überschreitung einer gewissen Grenze wirkt der Zeitablauf entscheidender auf die Beendigung der Arbeit ein als die Größe des Breibällchens.

Nun interessiert noch, welcher Art die Flüssigkeit ist, die die Wespe bei Gewinnung der Holzfasern ausscheidet. Dazu

Versuchsgruppe 2. Ich stülpte über Wespen, die sich eben mit fertiggestelltem Holzbreiklumpchen zum Fluge nach Hause anschickten, ein Reagenzglas, nahm den gefangenen Wespen das Klumpchen ab und ließ es trocknen. Dabei fiel es nur sehr wenig und überall vollkommen gleichmäßig ein. Unter der Lupe sah man lockeres, filziges Gewebe aus feinen Fasern, ohne jede glänzende Stelle. Nahm man das getrocknete Bällchen unter leichtem Druck zwischen Daumen und Zeigefinger, so zerfiel es in viele kleine Stücke. Bei leichtem Reiben zwischen den Fingern löste es sich ganz in kleine und kleinste Holzfusseln auf.

Folgerung aus Versuchsgruppe 2. Das Bällchen enthielt also kein verleimendes Sekret wie es im Wespenpapier enthalten ist, sondern eine Flüssigkeit, die spurlos verdunstet. Die Flüssigkeit, die die Wespe so reichlich beim Abbeißen der Holzfasern ausscheidet, dient also ausschließlich zum *Erweichen* der zu gewinnenden und zum *Zusammenhalten* der gewonnenen Holzfasern.

Transport und weitere Zubereitung des Holzbreies.

Bevor die Wespe mit dem fertiggestellten Holzbreiklumpchen nach Hause fliegt, drückt sie es mit den Vorderbeinen fester zwischen Mandibelunterseite und Maxillartaster, die es vorwiegend halten, hinein. Dann läßt sie die Vorderbeine davon los und in demselben Augenblicke fliegt sie auf und schnurgeraden Fluges fort.

Zu Hause angekommen, geht die Wespe nie sofort an das Bauen, sondern sie bearbeitet das Holzbreibällchen weiter: sie durchknetet es mit beißenden Mandibelbewegungen gründlich durch und durchtränkt es dabei von neuem mit einer Flüssigkeit. Während dieser beiden Tätigkeiten dreht sie das ballrunde Klumpchen mit den Vorderbeinen in allen Richtungen rundum.

Es erhebt sich sogleich die Frage, ob das Breiklumpchen durch diese Bearbeitung verändert wird.

Versuchsgruppe 3. Unmittelbar nach Vollendung dieser Bearbeitung, sobald die Wespe sich zu weiterer Verwendung des Breibällchens anschickte, nehme ich es ihr fort und trockne es. Dabei fällt es stärker

ein und so unregelmäßig, daß einige größere und kleinere Gruben entstehen. Dieses getrocknete Bällchen gibt auch stärkerem Druck zwischen Daumen und Zeigefinger nicht nach. Es läßt sich nicht einmal zwischen den Fingern zerreiben: es haftet in der schrumpeligen Form, in der es eingetrocknet ist, fest zusammen. Unter der Lupe sieht man im auffallenden Lichte viele kleine, spiegelartig glänzende Stellen.

Folgerung aus Versuchsgruppe 3. Es ist demnach zweifellos, daß die Flüssigkeit, mit der das Breibällchen zu Hause vor weiterer Verwendung durchknetet wird, ein stark leimhaltiges Sekret ist. Da die Holzfasern nach dieser Bearbeitung gewöhnlich keinen Zusatz von Flüssigkeit mehr erhalten, muß also dies der Verleimungsakt sein, der den feuchten Brei von Holzfilz erst zu dem Stoffe macht, aus dem sich haltbares Papier herstellen läßt.

Die Verwendungsmöglichkeiten des Papierbreies.

Wenn der Papierbrei soweit gediehen ist, kann er zum Bau jedes beliebigen Nestteiles, zu Zelle, Pfeiler oder Mantelblättchen verwendet werden, ohne daß er vorher noch einmal eine besondere Bearbeitung erfährt.

Das Suchen nach einer geeigneten Baustelle.

Sobald die Wespe ihr Klümpchen hinreichend verleimt hat, sucht sie nach einer passenden Stelle zum Anbau. Es ist mir immer wieder aufgefallen, daß die Wespe nie eine bestimmte Baustelle hat, zu der sie nun schnurstracks hineilt. Typisch ist vielmehr das entgegengesetzte Verhalten: sehr lange und in größter Hast, in scheinbar sinnloser Weise läuft die Wespe innen und außen auf dem Neste umher. Gewöhnlich ist eine Wespenarbeiterin über die ganze Hülle eines faustgroßen Nestes 3—4mal in allen Richtungen nach oben und unten umhergelaufen, ehe sie sich zum Anbau ihres Holzklümpchens entschließt. Diese Baustelle ist gewöhnlich in irgendeiner Weise gegen die nächste Umgebung differenziert. Wenn man ein Loch in die Hülle eines natürlichen Nestes schneidet, so fällt der Wespe die Wahl ihrer Baustelle sehr leicht: bei ihren vielfachen Gängen nach allen Richtungen und in allen Nestteilen kann es nicht ausbleiben, daß sie auch an die schadhafte Stelle kommt. Ist das einmal geschehen, so bleibt sie stets an dieser Stelle und bessert sie nach kurzer Suche im passendsten Teile aus. Aber unter natürlichen Bedingungen kommen dermaßen stark differenzierte Situationen nicht vor. Es gibt in jedem größeren Wespennest wohl hunderte von Stellen, die alle nur gleich wenig differenziert sind und die infolgedessen alle in gleiche Wahl kommen. Ein sehr langes Suchen der Wespe ist also die Folge. Bezeichnend ist, daß dieselbe Stelle, über die eine Wespe schon ein- oder mehrere Male ohne innezuhalten, hinweggelaufen ist, schließlich doch zum Anbau gewählt wird. Diese Beobachtung zeigt eindeutig, daß keine

Zwangsläufigkeit besteht, daß an einer „ersten besten“ passenden Stelle gebaut wird. Ja, es ist nicht einmal sicher, daß die Wespe an der einmal gewählten Stelle auch baut. Dafür zwei Verhaltensformen, die ich oft beobachtet habe. Die Wespe hat sich endlich für eine Stelle zum Anbau entschieden: sie dreht sich hier mehrmals hin und her und tastet dabei den Grund ab, an den das Breiklumpchen sonst kurz darauf zu liegen kommt. Trotzdem bricht die Wespe in dieser Tätigkeit unvermittelt ab und läuft suchend weiter. Oder ein anderer häufiger Fall: die Wespe hat den erwählten Baugrund, sich auf der Stelle mehrmals wendend, abgetastet und drückt nun das Breibällchen an die Unterlage. Es will aber nicht haften, da es nach längerem Suchen der Wespe oft an der Oberfläche schon getrocknet ist. Die Wespe läßt nach einigen vergeblichen Versuchen, das Breibällchen anzukleben, davon ab, um das Papierbreiklumpchen mit Flüssigkeit zu durchtränken und durchzukneten. Anstatt nun anschließend den Papierbrei an der gewählten Stelle zu verwenden, hat die Wespe diese über der letzten Tätigkeit oft „vergessen“: sie läuft weiter, um von neuem lange nach einer passenden Stelle zu suchen.

Wo das Holzbreiklumpchen angebaut wird, richtet sich aber nur am Anfange des Suchganges allein nach den taktilen Reizsituationen, die von der Umwelt der suchenden Wespe geboten werden. Je länger eine Wespe so gesucht hat, um so eher geht sie auf jede erste passende Situation ein, auch dann, wenn vorher bereits günstigere Reizsituationen vorhanden waren. Ausgeprägter als unter natürlichen Umständen tritt diese Erscheinung durch folgenden Versuch zutage.

Versuchsgruppe 4. So oft eine Wespe sich eben anschickt, ihr Breiklumpchen der Unterlage anzudrücken, schiebe ich sie mit einer Lanzett-nadel sanft zur Seite, von dieser Stelle weg. Sucht die Wespe noch nicht sehr lange, so reagiert sie auf diese Berührung ausgiebig: sie läßt das Breibällchen fallen, dreht sich auf der Stelle hin und her, schwirrt dabei erregt mit den Flügeln und versucht, nach der Lanzett-nadel zu beißen. Sucht die Wespe länger, so reagiert sie auf dieselbe Störung weniger ausgiebig: sie hält das Holzbreiklumpchen fest und macht einige trippelnde Bewegungen, keine völligen Drehungen, auf der Stelle und schwirrt dazu kürzer mit den Flügeln. Sucht die Wespe schon sehr lange, so lange wie man nur künstlich erzwingen kann, indem man die Wespe bei jedem neuen Versuch zu bauen wieder aufstört, so tritt stets einmal der Zeitpunkt ein, in dem sie überhaupt nicht mehr auf die Berührung mit der Lanzett-nadel reagiert. Man kann das Tier dann während des Bauens von der Stelle wegschieben: es baut ständig weiter mit den Resten des Baumaterials, die es noch hat. In diesem Zustand kann man die Wespe auf jeden völlig undifferenzierten Untergrund, wie die ebene Fläche eines Papierblattes oder einer Glasplatte vom Nestuntergrund weg zur

Seite schieben. Die Wespe baut dann den Mantelstreifen einem Untergrunde an, den sie am Anfange ihres Suchganges allen anderen möglichen Situationen unterlegen gefunden und also nicht benutzt hätte. Es unterbleibt in diesem Zustande auch stets das Ausmessen des Baugrundes (s. unten), das sonst fast immer dem Bau des Mantelstreifens vorangeht. Dieser völlig wahllose Zwang, unter dem das Tier jetzt, „um jeden Preis“, gleich wo, seinen Papierbrei anbringen muß, steht ganz im Gegensatz zu dem so äußerst wählerischen Herumsuchen unmittelbar nach der Verleimung des Holzbreis. Bezeichnend ist auch, daß in Überleitung zu diesem Zustand, jeder neue Suchgang der wiederholt aufgestörten Wespe von mal zu mal kürzer wird. Wenn man das Tier soweit gebracht hat, daß es überhaupt nicht mehr auf passende äußere Reize achtgibt, ist höchstens das 2—3fache der Zeit verstrichen, die die Wespe ungestört auf der Suche nach einer geeigneten Ansatzstelle für den Papierbrei verbringt.

Folgerung aus Versuchsgruppe 4. Es ist demnach klar, daß der Anbau eines Mantelstreifens an einer besonders gestalteten Unterlage nicht nur eine sinnesphysiologische Reaktion auf eine bestimmte Reizsituation ist. Es ist zudem ein innerer Drang vorhanden, das Holzbreiklümppchen anzubringen, unter Suchen nach einer „passenden“ Reizsituation. Dieser Trieb ist anfangs sehr schwach und wird, wenn unbefriedigt, ständig stärker. Darum greifen dieser innere Trieb und die ihm zusagende äußere Reizsituation so ineinander, daß anfangs geeignete Situationen ungenutzt bleiben, später auf die erste beste solche Situation reagiert wird, noch später auch auf weniger günstige Situationen eingegangen wird, schließlich sogar die äußere Situation, gleich, ob passend oder völlig ungeeignet, überhaupt nicht mehr beachtet wird.

Interessant ist, daß dieser innere, zu einer bestimmten Tätigkeit drängende Trieb bei zunehmender Stärke nicht nur das Achten auf die dem Triebe zugeordnete äußere Reizsituation unterdrückt, sondern überhaupt jede Reizempfindlichkeit ausschaltet.

Das Ausmessen des Baugrundes.

Sobald die Wespe eine passende Stelle zum Anbau ihres Holzbreiklümppchens gefunden hat, d. h. eine Stelle, an der sie ihren Suchgang beendet, mißt sie in der Regel vor dem Bauen die engere Umgebung dieser Stelle ungefähr so weit ab, wie der fertige Papierstreifen der Unterlage anzuliegen kommt. Sie tastet intensiv, d. h. mit wischenden und sehr schnell aufeinanderfolgenden Fühlerschlägen unter langsamem Vorwärtskriechen die Baustelle der ganzen Länge nach ab. Dann dreht sie sich um 180° und läuft von neuem langsam dieselbe Strecke ab. Erst nach mehrmaligen solchen Hin- und Hergängen beginnt die Wespe zu bauen.

Das Messen der Größe von Gegenständen vor ihrer Verwendung ist bei nestbauenden Insekten weit verbreitet. Es geschieht nur meist in einfacher Weise.

So mißt z. B. *Eumenes amedei* nach FABRE die Größe der gleich großen Kieselsteinchen, die sie außen auf die Wand ihrer Lehmzellen setzt, mit den Mandibeln. Andererseits mißt *Osmia* nach meinen Beobachtungen ebenso wie die Wespen durch Ablaußen einer bestimmten Strecke die Länge ihrer Zellen. Die Biene reiht diese in einer Röhre immer eine vor die andere. Dabei dient der Deckel der älteren Zelle als Boden der jüngeren Nachbarzelle. Die Zellen, in denen Weibchen aufwachsen, haben alle ungefähr die gleiche Länge wie das Bienenweibchen. Die Zellen, in denen Männchen aufwachsen, sind sämtlich etwas kürzer. Diese Längenmaße werden von der Biene bei der Grundlegung des Deckels einer neuen Zelle folgendermaßen festgelegt: das Lehmbreiklumpchen in den Mandibeln haltend, berührt die Biene mit dem Kopf den Zellboden der neuen Zelle, trippelt dann von da einige Schrittschen rückwärts und macht genau an der Stelle Halt, an der der Zelldeckel zu liegen kommen wird. Sie rückt das Lehmbreiklumpchen hier entweder sofort an die Längswand der Röhre an oder wiederholt vorerst noch einige Male diesen Gang. Auch wenn mit dem aus diesem Lehmbreiklumpchen erbauten schmalen Streifen der Grund zur Deckelwand gelegt ist, mißt die Biene noch ein oder das andere Mal seinen Abstand vom Zellboden nach, immer auf dieselbe Weise. In seltenen Fällen erfolgt dann noch eine Korrektur, bei der die Wand um 1—3 mm verschoben wird. Das Weibchen der *Osmia* hat also einen millimetergenauen Längenmaßstab und dieser ist: „Wie-weit-sie-gelaufen-ist“.

Der Bau eines Papierstreifens am Mantel.

Hat die Wespe eine Mantelwand gefunden, die sich zum Anbau ihres Holzbreibällchens eignet, so hängt sie sich in reitender Haltung, Rücken nach unten, an den Rand dieses Papiermantels. An der Stelle, die erweitert werden soll, drückt sie den Holzbrei fest gegen die Papierkante. Ständig auf dem Mantelrand reitend, geht sie nun rückwärts und rollt dabei von ihrem Breibällchen einen rundlich wurstförmigen, klebrigen Papierfaden ab, den sie der Mantelkante gleichzeitig in seiner ganzen Länge gleichmäßig fest andrückt. Die Wespe nimmt dazu mit den Mandibeln vom Breiklumpchen ein sehr kleines Stückchen in dem der Kante nächstgelegenen Teile ab und drückt es fest gegen diese an, rückt dann eine Spur rückwärts und nimmt wieder ein Stückchen vom Vorrat, um es ebenso anzudrücken. Dabei bleibt das angeklebte Stückchen Papierbrei oberhalb der Mandibeln ständig in Verbindung mit den Vorratsklumpchen unterhalb der Mandibeln. Kaum ist dieser angetragene Streifen etwas länger als der Körper der arbeitenden Wespe, so ist das Rohstoffbällchen auch schon aufgebraucht, und die Arbeiterin läuft an den Anfang des noch feuchten, naßglänzenden Papierstreifens zurück. Stand die Tätigkeit der Wespe bisher im Dienste der *Auslegung* und *Anheftung* des Baumaterials, so stehen die nun folgenden Handlungen im Dienste der *Plättung* des Papierstreifens durch Ausziehen in die Dünne. Die Wespe nimmt den Papierstreifen an der Basis zwischen die Mandibeln, keilt ihn mit deren bezahnten Innenrändern ein und zieht ihn so mit kauenden und harkenden Bewegungen quer durch schräg von der Basis zum Rande gegen sich hin, sich gegen Ende dieses Aktes im vorderen Körperteile etwas aufrichtend. Soweit stellt jeder dieser Plättakte eine in sich geschlossene Handlung dar, die aus verschiedenen

Tätigkeiten wie Drücken und Harken zusammengesetzt ist. Zu diesen Tätigkeiten werden dieselben Werkzeuge verwendet wie zur Gewinnung der Holzfasern: die starken Zähne an der distalen Innenkante der Mandibeln. Etwa 10—20 solcher kleinen Plättakte folgen einander, wenn die Wespe ihren Streifen vom Anfang bis zum Ende rückwärtsschreitend einmal abgelaufen hat. Dieses ganze komplizierte Zusammenspiel wickelt sich mit so außerordentlicher Geschwindigkeit ab, daß man die Wespe dauernd langsam laufend sieht. Eben am Ende des Streifens angekommen, geht das Tier auch schon wieder an den Anfang zurück, um den Papierstreifen von neuem in derselben Weise zu behandeln. Bei jedem dieser Plättgänge wird der Papierstreifen etwas dünner und entsprechend breiter. Bei *V. vulgaris* ist der Mantelstreifen gewöhnlich nach 2—3 solchen Gängen fertiggestellt, bei *V. germanica* und *D. media* nach 3—4 Gängen, bei *D. saxonica* und *D. silvestris* nach 4—5, bei *V. rufa* nach 6, bei *M. crabro* nach 1.

Wenn das Papierbreiklumpchen beim Auslegen nicht sehr fest an den Baugrund angedrückt wird, löst sich das neue Streifchen beim folgenden Dünngezogenwerden stellenweise oder ganz ab. Daher wird diese Verbindung besonders gesichert. Das geschieht einmal dadurch, daß die verschiedenen Streifen mit den Kanten nicht genau gegeneinander liegen, sondern daß sie mit einem schmalen Randteile ihrer Fläche übereinander geleimt werden. Man kann dies sehr schön sehen, wenn man durch ein Papierblatt aus der Hülle eines *Dolichovespula*-Nestes gegen das Licht sieht: da heben sich aus der helleren Grundfläche die Ränder der einzelnen Streifen durch sehr feine dunklere Striche klar hervor, dadurch, daß an diesen Stellen des Papierblattes die Fasern doppelt so dicht liegen wie im größeren übrigen Teile. Und zum anderen erfolgt die Sicherung dadurch, daß auf das Andrücken des neuen an den alten, vorhandenen Streifen besondere Sorgfalt gewandt wird. Deshalb dauert auch der Auslegegang stets länger als die folgenden Plättgänge, auf die das Tier von mal zu mal weniger Sorgfalt und Zeit wendet. Das belegen auf Tabelle 2 einige Protokolle für *D. media* und *V. vulgaris*. Sie geben

Tabelle 2.

	Auslegen	35	30	65	60	45	40	40
<i>Dolichovespula media</i>	Plätten	20	25	25	25	30	20	20
		17	20	30	30	30	25	20
		13	15	25	20	20	20	15
		8	12	15				
<i>Vespa vulgaris</i>	Plätten	55	45	55	40			
		40	45	40	35			
		30	20	20	25			
		20	15					

in Sekunden die Zeitdauer an, die beliebige verschiedene Arbeiterinnen bei den aufeinanderfolgenden Gängen zum Auslegen und Dünnsziehen eines Streifens an der Nesthülle gebrauchten. Manchmal ist der letzte Plättgang nur flüchtig: die Wespe geht den Baustreifen nicht der ganzen Länge nach ab, sondern nur in einem Teile, am häufigsten etwa der halben Länge. In der Regel deuten sich diese verkürzten Gänge schon dadurch an, daß die Wespe nicht ganz bis an den Anfang des Streifens zurückläuft. Dann bleibt der betreffende Plättgang auf den mittleren Teil des Streifens beschränkt. Manchmal geht die Wespe aber auch bis an den Anfang des Streifens zurück und gibt dann, nach $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ oder $\frac{3}{4}$ der ganzen Wegstrecke den Streifen als fertiggestellt auf. Daß die Bereitung des Mantelstreifens verhältnismäßig selten mit solchen Teilgängen abgeschlossen wird, zeigt in Tabelle 3 das Vorkommen halber Plättgänge, die ich nach gelegentlichen Beobachtungen an verschiedenen Arbeiterinnen von *D. saxonica* an verschiedenen Nestern zusammengestellt habe.

Tabelle 3.

Anzahl der Plättgänge für einen Mantelstreifen	2	2½	3	3½	4	4½	5	5½	6	6½	7	7½
Häufigkeit bei <i>Dolichovespula saxonica</i> -Arbeiterinnen	—	—	2	—	17	1	24	1	3	—	—	—
			2		18		25		3			

Die Zahl der Plättgänge richtet sich einerseits danach, wie dünn der Papierstreifen werden soll und andererseits nach der mehr oder weniger leichten Ausziehbarkeit des aufgetragenen Holzbreis. Die Ausziehbarkeit wiederum ist bestimmt durch das Maß der Durchtränkung mit faserzusammenhaltender Flüssigkeit und Verleimung einerseits und durch die Saugfähigkeit des Holzgemisches andererseits: je zäher und nasser der Papierbrei ist, um so mehr Widerstand setzt er der Wespe entgegen, wenn sie ihn in die feste Form der dünnen Wand bringen will. Hieraus erklären sich folgende Unterschiedlichkeiten:

1. Die Verleimung dürfte bei den nächstverwandten *V. vulgaris* und *V. germanica* ungefähr gleich stark sein. Die Saugfähigkeit ist bei dem weicheren, mürberen Holzstoffe der *V. vulgaris* natürlich beträchtlicher als bei den härteren, festeren Holzfasern der *V. germanica*. Mit demselben Verfahren die gleiche Menge Holzbrei entsprechend dünn zu ziehen, erfordert darum bei *V. germanica* längere Anwendung, d. h. mehr Gänge als bei *V. vulgaris* (3—4 gegen 2—3).

2. *V. germanica* und *V. rufa* verwenden den gleichen Rohstoff und verleimen ihn gleich stark. Daß die Arbeiterinnen von *V. rufa* diesen selben Papierbrei doppelt so stark dünnziehen wie *V. germanica* (6 bis 7 Plättgänge gegen 3—4) hat zur Folge, daß ihr Papier sehr dünn wird,

viel dünner als das irgendeiner der anderen Wespen. Papier von der *rufa*-Nesthülle fühlt sich zwischen Fingern seidenpapierartig fein und weich an. Schon JANET (1903) machte für das *rufa*-Papier die folgende Angabe, die auch für meine sämtlichen Nestfunde aus Mitteldeutschland, aus Lappland und aus den Alpen zutrifft: das Papier der Hülle ähnelt dem von *V. germanica*. Aber es ist weniger dicht, mehr von kleinen Löchern durchsiebt. Die einzelnen Bändchen sind weniger genau eines an das andere gesetzt.

3. Der Papierbrei von *M. crabro* besteht aus ebenso weichem, mürben Materiale wie bei *V. vulgaris*. Er ist aber noch saugfähiger als dieser, weil die Hornissen dasselbe Material stärker zerkleinern. Darum hat der Mantelstreifen der Hornisse gewöhnlich nach einem Plättgange (gegenüber 2—3 bei *V. vulgaris*) seine endgültige Form und wird nicht weiter behandelt.

4. *Dolichovespula saxonica*, die gleiche oder wenig bessere Holzfasern als *V. germanica* verwendet, diese aber stärker verleimt (s. Verf. 1935 c), muß entsprechend ein wenig mehr plätten: 4—5 Gänge gegenüber 3—4 bei *V. germanica*.

5. *Dolichovespula silvestris*, die etwas besseres Holz verarbeitet als *D. saxonica* und es wenig stärker verleimt, müßte etwas mehr Plättgänge tun, wenn sie ihrem Papier dieselbe Dünne geben würde wie *D. saxonica*. Aber in Übereinstimmung damit, daß *D. saxonica* ihr Mantelpapier dünner zieht, braucht sie ebensoviel Plättgänge (4—5) wie *D. silvestris*, deren Papier dafür etwas dichter ist.

6. Das bisher Angeführte schließt sich zu einem einheitlichen Bilde zusammen. Nur *D. media* fällt heraus. Man sollte erwarten, daß sie, die den am wenigsten saugfähigen Papierbrei aus den zähesten Bastfasern bereitet und diesen stärker als alle andere Wespenarten verleimt (nach Verf. 1935 c) mehr Plättgänge machen müßte als *V. silvestris* und *D. saxonica*, um ihre Papierwand auf die ihr eigentümlich relativ entsprechende Höhe, Dichte, und Dünne zu bringen. Anstatt dessen braucht sie einen Gang weniger, also nicht mehr als *V. germanica*, die nicht so zähes Material verarbeitet und es schwächer verleimt.

Da der fertiggestellte Wandstreifen, den die *media* verläßt, nicht weniger feucht, jedenfalls äußerlich ebensowenig naßglänzend ist wie die Papierstreifen, die die übrigen Wespenarten als fertiggestellt verlassen, scheint mir nur die Annahme übrigzubleiben, daß das Papierklümpchen wesentlich weniger mit Leimsekret und fasernzusammenhaltender Flüssigkeit durchtränkt ist als bei den anderen Arten. Wenn das zuträfe, müßte entweder die zusammenhaltende und erweichende Flüssigkeit in geringeren Mengen verwendet oder das Leimsekret in geringeren Quantitäten ausgeschieden werden als bei den übrigen Arten. Eine Annahme, die mir wenig wahrscheinlich vorkommt, weil dann das Leimsekret von unverhältnismäßig viel besserer Qualität sein müßte als bei den übrigen Arten. Vielleicht würden hier vergleichende histologische Untersuchungen der leimabsondernden Drüsen und chemische Untersuchung des Leimsekretes Klärung bringen.

Versuchsgruppe 5. Es erhebt sich nun die Frage, ob die Wespe ihre Plättgänge „zählt“ oder ob eine gewisse, jeder Wespenart eigentümliche Dünne des angebauten Wandstreifens der Plättarbeit ein Ende setzt. Folgender, oft und stets mit demselben Erfolge wiederholter Versuch brachte die Lösung: wenn eine bauende Arbeiterin gerade so weit ist, daß sie den Rohstoffballen an die Unterlage angelegt hat und sich nun zum plättenden Ausziehen anschickt, drücke ich ihr unter das Kinn zwischen die Mandibeln ein an der Spitze einer Nadel aufgespießtes Holzbreiklumpchen, daß ich einer anderen, gerade von außen angeflogenen Wespe wenige Sekunden vorher abgenommen habe. Die Wespe nimmt das neue Rohstoffbällchen an, legt es in einem Streifen über das bereits daliegende aus und geht dann an die Plättarbeit. Während eine *V. germanica* aber jetzt normalerweise, d. h. für die Verarbeitung des normalen Quantums an Rohstoff, den Streifen vom Anfang bis zum Ende 3 bis 4 Male behandelnd abgelaufen hätte, tut sie nun 5—7 solcher Gänge, ehe sie den Wandstreifen als fertiggestellt verläßt. Mit jedem dieser Gänge, vor allem mit den ersten, sehen wir den Streifen etwas dünner und breiter werden. Es ist aber klar, daß das doppelte Quantum Holzbrei, an einer gleich langen Unterlage aufgetragen, mehr solcher Plättgänge erfordert, bis der Papierstreifen eine bestimmte Dünne erreicht hat als das einfache Quantum. Würde die Wespe nun zählen, dann müßte sie in beiden Fällen gleich viele Ausziehgänge tun. Läßt sie hingegen das „Noch-zu-dick“ des Wandstreifens den ihr Weiterarbeit gebietenden Maßstab sein, dann wird sie sich so verhalten müssen wie in unserem Versuche.

Ergänzung zu Versuchsgruppe 5. Aber beliebig lange läßt sich die Wespe beim Plätten durch solche künstliche Zuführung von Papierbrei nicht hinhalten. Über die Verarbeitung dieses zweiten Papierbreiklumpchens hinaus, unternimmt die Wespe wohl noch einige Plättgänge im Dienste einer dritten zugeführten, entsprechenden Portion. Aber die letzten Gänge sind dann schon flüchtiger, schneller. Das Tier arbeitet fähig, im Gegensatz zur sonst so gründlichen Arbeitsweise. Und es läßt schließlich auch dann ganz vom weiteren Plätten ab, wenn der Breistreifen nicht so stark dünnggezogen ist wie sonst.

In bestem Einklange mit dem Ergebnis der Versuchsgruppe 5 stehen folgende Gruppen von Beobachtungen, die mir gelegentlich, aber wiederholt entsprechend, unterliefen.

1. Die Papierbreiklumpchen, die beim Abbau am eigenen Neste gewonnen werden, sind oft beträchtlich kleiner als die, die von auswärtigen Rohstoffquellen heimgetragen werden. Die Papierstreifen, die aus diesen winzigen Breiklumpchen entstehen, sind kürzer und schmaler als gewöhnlich. Würde die Wespe eine bestimmte Zahl von Plättgängen auf den ausgelegten Breistreifen wenden, so müßte sie es auch in diesem Falle tun, wo es keinen Sinn hat. Richtet sie sich dagegen, jedem einzelnen wechselnden Falle angemessen, nach der „richtigen“

Dünne, die sie erzielt hat, so muß sie sich so verhalten wie *V. vulgaris*, die für ein stecknadelkopfgroßes Breiklumpchen anstatt der üblichen 2—3 Plättgänge nur einen braucht. Oder wie *V. rufa*, die auf eine entsprechend winzige Portion anstatt der gewöhnlichen 6 Gänge nur 2 kommen läßt.

2. Wenn die Randkante der unfertigen Mantelwand nicht wie gewöhnlich gerade verläuft, sondern einen winkligen Einschnitt hat, klebt die Wespe der Kante nicht einen ebenso schmalen Papierstreifen an wie sonst. Vielmehr gleicht sie die Ungleichmäßigkeit solchen Konturverlaufes durch einen breiteren, in der Mitte besonders breiten, Wandstreifen nach Möglichkeit aus:

Abb. 1 zeigt, punktiert gezeichnet, drei Ausschnitte aus einer Mantelwand von *Dolichovespula media*. Bei *a* mit gewöhnlichem, geradem Konturverlaufe. Der Wandstreifen, der zuletzt neu angelegt wurde, schwarz gezeichnet, ist einer von den normalen, auf den bei *D. media* 3 bis 4 Plättgänge kommen.

Abb. 1*b* zeigt einen tief bogenförmigen Einschnitt, den ich an der sonst gerade um das Nest herum laufenden Kontur einer noch unvollendeten, äußeren Mantelwand anbrachte. Der erste Mantelstreifen, den dieser Einschnitt erhält, ist etwas breiter und entsprechend kürzer als sonst. Es kommen auf ihn nicht 3—4 Plättgänge sondern 5.

Abb. 1*c* zeigt einen künstlichen winkligen Einschnitt. Er ist noch tiefer und unterbricht noch stärker den sonst gleichsinnigen Verlauf der Kontur des Randes eines unvollendeten Mantels. Das Wandblättchen, das diesem Einschnitt eingearbeitet wird, ist dreieckförmig, kürzer als sonst und im mittleren Teile sehr viel breiter als gewöhnlich. Erst nach 8 Plättgängen haben Arbeiterinnen von *D. media* dieses Wandstückchen vollständig aufgerichtet.

Auch diese Beobachtungen belegen wieder, daß die Wespe nicht mechanisch eine bestimmte Zahl von Plättgängen auf den nassen, ausgelegten Papierbrei verwendet. Vielmehr ist das Ziel bestimmend und danach richten sich die Mittel, jeweilig nach Quantität wechselnd: Werden aus dem zähen Papierbrei *breitere* Wände errichtet, so muß er länger *behandelt* werden als beim Bau *schmaler* Wandstreifen.

3. Wenn man ein Wespennest aus der normalen Hängelage nimmt und es umgekehrt hinlegt, so, daß Flugloch und Zellöffnungen nicht mehr nach unten, sondern nach oben gerichtet sind, erweitern die Wespen die unvollendeten Mantelwände ebenso wie vorher. Beim Bau eines neuen Papierstreifens hängen sie dann nicht mehr am Rande des Mantels, den sie erweitern, sondern sie sitzen auf ihm in reitender Haltung. Dabei

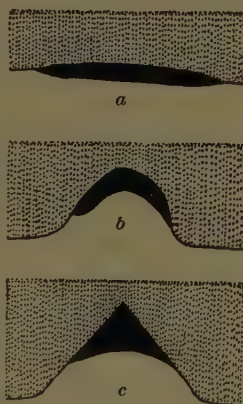


Abb. 1.

fallen sie nicht gerade auf die Kante, aber ihr Körper liegt dieser doch so viel näher, daß sie beim Dünnsziehen des Papierbreies immer wieder auf diesen von oben her drücken. Daher wird der Wandstreifen nicht so bald erforderlich dünn wie sonst. Er erfordert darum längere Behandlung. Und so kommen auf ihn bei *Dolichovespula saxonica* beispielsweise anstatt der üblichen 4—5 Plättgänge etwa 7.

In der Regel plättet die Wespe den von ihr ausgelegten Papierbrei. Aber diese *Bindung von Auslegen und Plätten ist nicht so zwangsläufig*, daß die Wespe unter allen Umständen darauf besteht, dem Auslegen das Plätten folgen zu lassen. Dafür zwei Beleggruppen von gelegentlichen wiederholten Beobachtungen.

1. Bei lebhaftem Nestbetrieb kommt es vor, daß am Mantelrande bauende Wespen stellenweise so nahe beieinander sind, daß ihre ausgelegten Papierstreifen einander berühren. Wenn nun eine Wespe zur weiteren Behandlung an den Anfang des Streifens zurückläuft, hält sie ihn von angrenzenden unfertigen Streifen nicht auseinander und läuft auch an diesem noch so weit entlang, bis sie die an ihm arbeitende Wespe trifft. An dieser Stelle macht sie halt und plättet nun rückwärts laufend den ganzen Streifen. Die andere Wespe ihrerseits läuft ihren Streifen nur so weit ab, bis sie der ersten Wespe begegnet, hier hält sie und behandelt im Rückwärtslaufen den hinter ihr liegenden Teil des Streifens, gleich um wieviel kürzer dieser ist als der ganze Streifen, den sie ausgelegt hat. Trifft es sich nun so, daß die erstere Wespe auf ihrem Vorwärtsgang gerade dann bei der letzten Wespe ankommt, wenn diese ihren Streifen vollständig ausgelegt hat und sich nun anschickt, an seinen Anfang zu laufen, um ihn zu plätten, dabei aber jetzt schon beim ersten Schritt auf die fremde Wespe stößt, so läßt sie ganz vom Plätten bzw. weiteren Plätten ihres Streifens ab. Sie verläßt ihn, als ob sie die Arbeit getan hätte. Dieses Verhalten hat nichts mit einem Überlassen der Arbeit an die Stockgenossen, hat nichts mit einer Arbeitsteilung zu tun. Sondern die Wespe läßt ab, weil sie überall im Neste, wo eine Stockgenossin beharrlich an einer Stelle arbeitet, ausweicht.

2. Manchmal ist die Nische oder ein kleines Loch in der Nesthülle, das die Wespe mit ihrem Papierbrei ausfüllt, so klein, daß der mitgebrachte Holzbrei nicht ganz aufgebraucht wird. Dann verläßt die Wespe diese Stelle, nachdem sie an ihr einen Teil des Breies ausgelegt hat und sucht nach einer anderen Stelle, um den Breirest aufzubrauchen. Den Streifen, den sie aus diesem Breirest bereitet, plättet sie in der üblichen Weise. Nach dieser Arbeit kehrt die Wespe aber nie zu dem Streifen zurück, den sie mit dem ersten Teil des Holzbreiklumpchens auslegte. Dieser bleibt ungeplättet und erstarrt nach der Trocknung zu einem viel zu dicken und somit unrentablen Mantelstückchen.

Das Bauen als solitäre Tätigkeit.

Während flüssiges und festes Futter im Neste von einem Stockgenossen an den anderen abgegeben wird, geschieht dies nie mit dem Baustoff. Nur das Tier, das das Holzbreiklumpchen gewann, verarbeitet es weiter bis zum fertigen Nestteilchen. Wohl zieht gelegentlich einmal eine Wespe den Mantelstreifen, den eine beliebige andere baute, noch ein oder einige Male flüchtig aus, wenn sie zufällig den *noch feuchten* Streifen antrifft und wenn sie gerade nicht auf eine bestimmte Beschäftigung eingestellt ist. Aber darum behält das Bauen bei den sozialen Vespiden doch seinen ausgesprochen solitären Charakter (siehe Verf. 1935a).

Die Beteiligung der verschiedenen Einwohner am Bauen.

Die Männchen beteiligen sich bei allen angeführten Gattungen niemals am Bauen. Diese Tätigkeit übt nur das weibliche Geschlecht aus. Die Arbeiterinnen vom 2.—3. Lebenstage an ständig. Die Königinnen nur nach der Überwinterung in ihrer solitären Periode, wenn sie ein Nest anlegen. Vor der Überwinterung beteiligen sich die jungen Königinnen niemals am Bau des Nestes, in dem sie geschlüpft sind und in dem sie noch eine Zeitlang vor dem Ausfliegen leben.

Sobald die ersten Arbeiterinnen geschlüpft sind, überläßt die Königin diesen ganz das Bauen. Trotzdem beteiligt sich die Königin auch bis ins hohe Alter, wenn sie längst nicht mehr ausfliegt und nur noch langsam und unbeholfen umherkriechen kann, gelegentlich immer einmal wieder am Umbau. Dies geschieht stets bei demselben Anlaß: wenn sie auf ihrer Suche nach leeren Zellen zur Eiablage eine Zelle findet, die ihr durch den zu weit über den Rand vorstehenden Rest des Puppendeckels den Eingang verweigert oder erschwert, beißt sie den störenden Rest des Puppengespinstes ab und baut das so gewonnene, meist sehr kleine Breiklumpchen irgendwo anders als Zellrand oder Innenmantel an (s. Näheres Verf. 1935 b).

In der Jugend der Wespenvölker, wenn sie erst wenige Arbeiterinnen haben, beteiligen sich diese ungefähr gleich stark am Bauen. Dabei wechselt die Bautätigkeit mit allen anderen Verrichtungen, die im Haushalte vorkommen, in buntem Durcheinander. Wenn ein Volk größer wird, treten, nach Beobachtungen an *V. germanica* und *V. vulgaris* (s. Verf. 1936 a und b) Arbeiterinnen auf, die eine bestimmte Verrichtung, wie Jagd auf Beutetiere, Honigholen, Wachen oder Holzholen häufiger erfüllen als alle übrigen. Je größer ein Volk wird, um so relativ größer wird auch die Anzahl solcher zu Spezialisierung neigenden Arbeiterinnen, und um so stärker wird auch beim Einzeltiere die relative Häufigkeit der bevorzugten Tätigkeit. Aber so groß auch die Zahl solcher Halbspezialisten in einem Volke von wenigen hundert Arbeiterinnen bereits ist, und so ausgeprägte Spezialisten in stärkeren Völkern von 1000—2000 und mehr Individuen vorkommen, stets erfüllt der Spezialist, mitten

zwischen der bevorzugten Tätigkeit auch alle übrigen vorkommenden Verrichtungen in beliebiger Abwechslung.

Einfluß der Tageszeit auf das Bauen.

Ein durch innere Anlage festgelegter Rhythmus im Sinne: Tag und Tätigkeit, Nacht und Ruhe besteht bei den angeführten Wespenarten nicht in ausgeprägtem Maße. Der Betrieb im Neste geht auch in der Nacht weiter und ist nur darum schwächer als bei Tage, weil — mit Ausnahme der Hornissen — die Tiere das Nest bei Dunkelheit nicht im Fluge verlassen und somit die Zufuhr der wichtigsten Betriebsstoffe unterbleibt. Der Betrieb beschränkt sich infolgedessen auf gegenseitiges Füttern, auf Sekretabnahme bei den Larven und auf den Umbau: Die Nesthülle wird im Inneren abgebaut und mit den Abfällen, die jetzt nicht aus dem Neste geschafft werden können, wird das Nest erweitert. Da wo Baurohstoffquellen außen unmittelbar an die Nesthülle grenzen, wird auch nachts ununterbrochen dieser Betriebsstoff gewonnen werden. Dies schließe ich daraus, daß *V. vulgaris* in künstlichen Nestern, in die ich Torfstückchen steckte, auch nachts ununterbrochen mit diesem Rohstoffe weiterarbeiteten (s. Verf. 1935 d). Wenn also mit den anderen Tätigkeiten auch die Bautätigkeit im Wespenneste in der vollkommenen Dunkelheit im wesentlichen stillliegt, ist dies nur zwangsweise aufgelegt durch äußere Verhältnisse. Typisch ist denn auch, daß die Wespenarbeiterinnen vom Juni bis in den Oktober hinein abends und morgens auch im Halbdunkel der Dämmerung, unabhängig davon, wann diese eintritt und aufhört, solange aus- und einfliegen, wie sie nicht vor Dunkelheit die Gegenstände anrempeln.

Einfluß der Temperatur auf das Bauen.

Sehr großen Einfluß dagegen hat die Temperatur auf die Bautätigkeit. Dies kommt besonders darin zum Ausdruck, daß bei niederen Temperaturen, bei denen die Bautätigkeit ganz aufhört, noch alle übrigen Funktionen fortbestehn.

Um einen eindeutig festen Vergleichsmaßstab für die Bauaktivität bei verschiedenen Temperaturen zu gewinnen, stellte ich an dem gleichen künstlichen Wespenneste in bestimmten Zeitabständen fest, wie viele Wespen gleichzeitig beim Erweiterungsbau außen an der Nesthülle beschäftigt waren. Das künstliche Nest war eine offene Zigarrenkiste vom üblichen Formate, mit einer Lage Waben am Boden. Die etwa 200 beigegebenen Wespenarbeiterinnen (*V. vulgaris*) hatten diese Wabenlage mit einer dicken, mehrschichtigen Hülle überdeckt. Diese schnitt mit ihren oberen, äußeren Rändern gerade die inneren Kanten am oberen Rande der Seitenwände der Zigarrenkiste ab. Übersicht 4 gibt einen Auszug aus diesen Protokollen. Am besten vergleichbar sind die Werte, die bei verschiedenen Temperaturen gleicher Zeiten benachbarter

Tag	Uhr	Umgebungstemperatur im Schatten	Anzahl der bauenden Wespen	Tag	Uhr	Umgebungstemperatur im Schatten	Anzahl der bauenden Wespen
16. 9.	14 ⁰⁰	22°	8	17. 9.	13 ⁰⁰	25°	15
	14 ¹⁵		8		13 ⁰⁵		16
	14 ³⁰		8		13 ¹⁰		18
	15 ⁰⁰	21,5°	5		13 ¹⁵	26°	19
	15 ¹⁵		6		13 ²⁰		19
	15 ³⁰		5		13 ²⁵		19
	18 ⁰⁰	19°	1		13 ³⁰	26°	17
	18 ¹⁵		2		13 ³⁵		18
17. 9.	18 ³⁰		1		13 ⁴⁰		15
	9 ⁰⁰	20°	5		13 ⁴⁵	26°	14
	9 ⁰⁵		4		13 ⁵⁰		12
	9 ¹⁰		5		13 ⁵⁵		13
	9 ¹⁵	22°	7		14 ⁰⁰	25°	16
	9 ²⁰		6		14 ⁰⁵		15
	10 ⁰⁰		5		14 ¹⁰		16
	10 ⁰⁵	22°	6		14 ¹⁵	25°	15
	10 ¹⁰		7		14 ²⁰		14
	10 ¹⁵		6		14 ²⁵		13
	10 ²⁰	23°	5		14 ³⁰	25°	16
	10 ²⁵		6		14 ³⁵		17
	10 ³⁰		7		14 ⁴⁰		12
	10 ³⁵	24°	8		14 ⁴⁵	25°	16
	10 ⁴⁰	25°	9		14 ⁵⁰		19
	10 ⁴⁵		10		14 ⁵⁵		19
	10 ⁵⁰		9		15 ⁰⁰	25°	16
	10 ⁵⁵	26°	10		15 ⁰⁵		18
	11 ⁰⁰		12		15 ¹⁰		19
	11 ⁰⁵		13		15 ¹⁵	22°	19
	11 ¹⁰	26°	12		15 ²⁰		16
	11 ¹⁵		14		15 ²⁵		14
	11 ²⁰		11		15 ³⁰	23°	15
	11 ²⁵	25°	11		15 ³⁵		17
	11 ³⁰		11		15 ⁴⁰		20
	11 ³⁵		13		15 ⁴⁵	23°	19
	11 ⁴⁰		10	18. 9.	15 ⁵⁰		19
	11 ⁴⁵	25°	12		9 ¹⁵	21,5°	6
	11 ⁵⁰		14		9 ²⁰		6
	11 ⁵⁵		10		9 ²⁵		8
	12 ⁰⁰	25°	12		9 ³⁰	22°	5
	12 ⁰⁵		14		9 ³⁵		7
	12 ¹⁰		12		9 ⁴⁰		8
	12 ¹⁵	25°	11		9 ⁴⁵	22°	10
	12 ²⁰		13		9 ⁵⁰		11
	12 ²⁵		12		9 ⁵⁵		11
	12 ³⁰	25°	11		10 ⁰⁰	23°	13
	12 ³⁵		15		10 ⁰⁵		20
	12 ⁴⁰		9		10 ¹⁰		15
	12 ⁴⁵	25°	14		10 ¹⁵	23°	13
	12 ⁵⁰		11		10 ²⁰		17
	12 ⁵⁵		14		10 ²⁵		14

Tage gewonnen wurden. Das Auffallendste ist die außerordentliche Zunahme der Bautätigkeit, wenn die Temperatur 22° C überschreitet.

So sind nach dieser Tabelle am 16. September von 14⁰⁰—15³⁰ Uhr bei 22° C (im Schatten der nächsten Nestumgebung) etwa 6½ (5—8) Tiere gleichzeitig am Bauen. Am 17. September sind von 14⁰⁰—15³⁰ Uhr bei 25° C (im Schatten der nächsten Nestumgebung) etwa 16 (14—19) Tiere am Bauen. Steigerung um 3° C reicht also in dieser Temperaturhöhe hin, die Zahl der bauenden Tiere auf über das Doppelte zu bringen. Erst bei 25—28° erreicht die Bautätigkeit ihr Optimum. Es ist offensichtlich, in wie starkem Maße die volle Entfaltung der Bautätigkeit von verhältnismäßig hohen Temperaturen abhängig ist. Die untere Grenze für die Bautätigkeit läßt sich im großen ganzen auf 14° C angeben. Bei 15° C kam Mitte bis Ende September erst bei jeder 4. 5-Minutenkontrolle ein Tier beim Bauen zur Beobachtung. Das künstliche Nest stand außen auf einer Fensterbank. Beim Öffnen des Fensters strömte die wärmere Hausluft aus und erhöhte die Umgebungstemperatur des Nestes. War sie auf 16° C gestiegen, so waren spätestens 5 Min. danach 2—3 Tiere gleichzeitig am Bauen. War die Temperatur auf 18° C gestiegen, so bauten 5—6 Tiere gleichzeitig. Typisch war in diesen Fällen, wie schnell die Wespen auf Temperaturwechsel reagierten. Spätestens nach 5 Min. hatte die Bautätigkeit ihre bleibende, der betreffenden Temperatur entsprechende Stärke erreicht. Mit diesem Ergebnis am künstlichen Neste stimmen Freilandbeobachtungen überein: im Frühjahr sah ich solitäre nestgründende Königinnen von *Dolichovespula saxonica*, *D. silvestris* und *V. germanica* noch bei 16° C im Freien im Schatten regelmäßig Holz holen, bei 14° C nicht mehr. Mir scheint, daß das auffallend späte Erscheinen der geselligen Wespen im Frühjahr (1½—2 Monate später als die Hummeln) in erster Linie auf diese Abhängigkeit ihrer Bautätigkeit von hohen Temperaturen zurückzuführen ist.

H. MEYER findet dieses späte Erscheinen „offenbar durch die Ernährungsfrage begründet“. Wespen könnten erst vom Mai ab genügend Beutetiere aufreiben. Ich bin anderer Ansicht: die Hornisse fängt vorwiegend Honigbienen. Diese fände sie bereits im ersten Frühjahr in beliebiger Menge. Trotzdem erscheint sie in Mitteleuropa später als alle anderen Wespenarten. Die Beutetiere der übrigen Wespen sind vor allem Fliegen. Auch von diesen gibt es im zeitigen Frühjahr genug, um den Wespenköniginnen die geringen Nahrungsmengen sicherzustellen, die ihre wenigen Larven benötigen.

Im übrigen werden die Wespen beim Holzholen von außerhalb des Nestes nicht durch Bewölkung und Regen beeinflusst. Wohl dagegen wird diese Tätigkeit durch windiges Wetter stark beeinträchtigt, unabhängig von Wärme, Sonnenschein und Regen.

Zusammenschau der Ergebnisse.

Im ganzen zeigt also der hoch differenzierte Instinkt der Papierbereitung bei *Vespa* das vom Verhalten der Insekten bekannte Bild: eine größere Anzahl verschiedenster Einzeltätigkeiten, die sich in einer bestimmten Folge aneinanderreihen:

1. Suchen nach der Holzquelle.
2. Gewinnung der Holzfasern.
3. Transport des Holzbreiklumpchens zum Neste.
4. Verleimung des Holzbreis.
5. Suchen nach einer geeigneten Baustelle.
6. Beendigung des Suchganges durch die Reizsituation, die eine passende Baustelle vermittelt.
7. Ausmessen des Baugrundes.
8. Andrücken des Papierbreis.
9. Ausziehen des angelegten Papierbreistreifens.

Ich konnte durch die mitgeteilten Beobachtungen und Versuche folgende Eigentümlichkeiten dieses Papierbereitungsinstinktes bei *Vespa* aufzeigen:

a) Die *Reihenfolge der Verhaltensglieder* des Instinktganzen ist bestimmt, aber *nicht in jedem Einzelfalle zwangsläufig*. So wird z. B. in folgendem Falle die übliche Reihe durch ein eingeschobenes Glied unterbrochen: stellt sich heraus, daß nach zu langem Suchen nach einer geeigneten Baustelle das Papierbreiklumpchen so trocken geworden ist, daß es nicht mehr oder nur schlecht an der Bauunterlage haftet, so wird ihm erweichende Flüssigkeit zugesetzt. *Die Wespe stellt sich also im Einzelfalle auf das gerade Erforderliche um.*

Auch diese Tatsache zeigt wieder, wie grob der Irrtum der Sinnesphysiologen und Maschinentheoretiker alter Schule ist, die den Instinkt als feste Kette unänderlicher Reflexe hinstellen versuchten. Auch zu allem anderen, was wir über den Papierbereitungsinstinkt erfahren haben, steht diese Anschauung in schroffem Widerspruche.

b) So zeigen auch die *Einzelglieder* der ganzen Verhaltenskette — ganz abgesehen davon, daß sie keine einfachen Reflexe sind — *in dem Zusammenspiel von verschiedensten Tätigkeiten wohl Reichtum an Abwechslung, nirgends aber zwangsläufig Festgefügtes*. Ich habe z. B. bei der Holzgewinnung besonders ausführlich angezeigt, wie die Wespe die Einzelhandlungen in beliebiger Weise innerhalb weiter Grenzen verknüpfen kann: der zweite Holzschabegang, der in der Regel dem ersten folgt, kann ausbleiben, oder es folgt dem zweiten noch einer. Die verschiedenen Schabestriche können an derselben oder an verschiedenen Stellen liegen. Diese können fliegend, laufend oder in flügelschlagendem Laufe erreicht werden usw.

c) *In einigen Fällen* ließ sich jedoch eine *Reaktionsfolge* als *einfach reflexmäßige* nachweisen, *ausgelöst durch eine zufällig eintretende äußere Reizsituation*. Bezeichnend ist vor allem, daß die Wespe, die gerade nicht auf eine bestimmte Beschäftigung eingestellt ist und die zufällig über einen Papierstreifen läuft, der erst eben bereitet, noch sehr feucht ist, nun dadurch veranlaßt werden kann, automatisch, und in diesem Falle ohne jeden Sinn, den Papierstreifen noch ein oder zwei Male flüchtig weiter auszuziehen.

Ebenso handelt die alte Königin, die eine zu enge Zelle findet und nun den überstehenden, verengenden Puppendeckelrest abbeißt, rein automatisch, durch

den äußeren Reiz veranlaßt, offenbar ohne jede Spur von innerem Trieb. Auch ihr anschließendes Verhalten muß als bloß reflexartig ausgelöst aufgefaßt werden: denn was soll die Königin mit dem so gewonnenen Breibällchen anfangen? Aus dem Neste heraus als Abfallstoff schleppen kann sie es nicht, denn der Trieb, das Nest zu verlassen, ist ihr vollständig abhanden gekommen. Einfach so im Neste fallen lassen kann sie den Abfallstoff auch nicht: das verbietet ihr der Instinkt der Reinhaltung des Nestinneren, der bei sozialen Insekten einer der stärksten Instinkte überhaupt ist. Der Instinkt, Abfallstoffe oder Papierbrei an Nestgenossen zur weiteren Beförderung abzugeben, fehlt ihr ebenfalls. Es bleibt der Königin also nichts weiter übrig, als mit dem gewonnenen Baustoffe zu bauen. Hier wirkt also die äußere Reizsituation, das „In-den-Mundteilen-Halten-des-Abbaustoffes“ zwanghaft auslösend auf die Anbautätigkeit.

d) Aber gerade gegenüber diesen reflektorisch ausgelösten Teilstücken aus dem Gesamtinstinkt tritt dessen eigentliches Wesen stärker hervor. Nämlich das, was *die Teilstücke zu einem geregelten Gesamtverlauf zusammenschmiedet: die innere psychische Einstellung mit einer triebmäßigen Betätigung in einer bestimmten Richtung*. Für den Beobachter ist diese innere Konzentration an ihren gleichzeitigen Folgen leicht erkennbar: an der Herabsetzung der Empfänglichkeit für alle Reize, die nicht im Zielbereiche des gerade aktuellen Triebes liegen, wie ich vor allem in Versuchsgruppe 4 nachgewiesen habe. Der Papierbereitungsinstitut in seinem gesamten Ablaufe wird nach meinen Beobachtungen nicht einmal auch nur ausnahmsweise durch einen Zufall reflektorisch ausgelöst. Es kommt außerhalb der ersten Orientierungsflüge der frischgeschlüpften Arbeiterinnen nicht vor, daß eine Wespe ohne bestimmte Einstellung das Nest verläßt und daß sich nun draußen erst entscheidet, ob sie Holz holen, Beutetiere fangen oder Honig heimtragen wird, je nachdem, ob sie zufällig diesem oder jenem begegnet. Dafür zwei Belege:

1. Ich habe bei Beobachtungen über die Arbeitsteilung im Wespenstaat Hunderte von Protokollen über die Dauer der Ausflüge einzelner Tiere. Wenn eine Wespe Holzbrei heimbringt, ist sie immer die gleiche, verhältnismäßig kurze Zeit weg gewesen. Bringt sie hingegen eine Fliege heim, so ist sie meist wesentlich länger und in der Regel sehr verschieden lang fort gewesen. Wenn ein Tier sich vor dem Holzholen erst einmal vergeblich nach Beute umgesehen haben sollte, müßte der Ausflug in den Fällen wesentlich länger gedauert haben als sonst, und die Dauer des Holzholens beim Einzeltiere würde dann im ganzen so schwankend sein wie beim Beutetierfang.

2. Man kann oft Wespen beobachten, die sehr langsam, unter vielfachem Richtungswechsel dicht über einer Wiese immer in gleicher Höhe herumfliegen. Diese suchen die Wiese nach Beutetieren ab, wie daraus hervorgeht, daß sie sich auf das erste kleinere Insekt, das sich in ihrer Umgebung regt, stürzen, um es zu fangen. Auf dieser Suche kommen die Wespen nicht selten dicht an einen der Holzzaunpfähle, an denen sie ihren Baurohstoff gewinnen. Dabei kommt es nun niemals vor, daß sich die beutesuchende Wespe durch die Reize, die einen passenden

Baurohstoff anzeigen, zum Holzholen gewinnen läßt. Es ist also die innere Einstellung auf den Beutetierfang, obwohl durch keinen äußeren lockenden Reiz unterstützt, ungleich viel stärker als gegenwärtige, sonst voll wirksame Sinneseindrücke, die aber nicht im Bereiche der gerade aktuellen Einstellung liegen.

Also bestimmt die innere psychische Einstellung des Tieres das Verhalten ungleich viel stärker als zufällig eintreffende äußere Sinneseindrücke.

Es ist demnach klar, daß ein innerer, alle Aufmerksamkeit konzentrierender Trieb die Grundlage ist, die ein so kompliziertes, aus verschiedensten Tätigkeitsbereichen zusammengesetztes Gefüge wie den Papierbereitungsinstinkt erst ermöglicht. Und nur darum ermöglicht, weil die innere psychische Einstellung des Tieres ungleich viel stärker ist als alle anderen zufällig eintreffenden Sinneseindrücke.

Man kann auf diese Tatsachen, die neuerdings von ALVERDES und seinen Schülern in den Vordergrund der tierpsychologischen Arbeit gestellt werden, nicht oft genug hinweisen. Denn diese Befunde der *Tierpsychologen* stehen in krassem Widerspruche zu denen der *Sinnesphysiologen*, die Tiere wie die Insekten als den Spielball der zufällig gerade wirksamen äußeren Reize hinzustellen versuchen. Wenn man nicht wüßte, welche Erfolge der Versuch, Lebenserscheinungen auf chemisch-physikalische Elementarvorgänge zurückzuführen, auf tierpsychologischen Nachbargebieten gehabt hat, könnte man nicht verstehen, daß sich die entsprechenden Versuche in der Lehre vom Verhalten der Tiere lange Zeit so hartnäckig gehalten haben. Diese Versuche haben aber nur die eigentlichen tierpsychologischen Probleme verdeckt. Heute ist es um so mehr an der Zeit, sie in ihrer ganzen Schwierigkeit aufzudecken. Immerhin ist zu hoffen, daß man bei Ausbau solcher Wege wie ich einen in der 4. Versuchsgruppe einschlug, dem Wesen der inneren psychischen aufbauenden Einstellung, ihrem eigentümlichen Aufmerksamkeit-konzentrierenden Charakter und ihrer Folgeerscheinung der „intrazentralen Ausschaltung“ (sensu ALVERDES) aller nicht im Zielbereiche liegenden Reize näherkommt.

e) Es liegt nun nahe, abzuwägen, wie weit das Gesamtverhalten eines Tieres auf Reflexen und wie weit auf inneren psychischen Tribeeinstellungen beruht. *Das Leben der sozialen Wespen* kenne ich aus 10jährigen Beobachtungen und Versuchen hinreichend, um mit Sicherheit angeben zu können, daß *im weiblichen Geschlechte die Gesamttätigkeit zum weitaus überwiegenden Teile durch innere psychische Einstellung bedingt ist. Bloße unmittelbare Reaktionen auf äußere Reize, ohne vorhergehende innere Einstellung des Tieres auf das Auftreten wirksamer Reize kommen ja bei allen Tieren, wie auch dem Menschen vor, spielen aber im Gesamtverhalten des weiblichen Geschlechtes der sozialen Wespen nur eine verschwindend geringe Rolle.*

f) *In die unter d) auseinandergesetzte Gesamttriebeinstellung zur Papierbereitung sind verschiedene Teiltriebeinstellungen eingebaut.* Gekennzeichnet sind diese Teileinstellungen dadurch, daß mit ihnen in zwangsläufiger Bindung eine maximale Zeitdauer gegeben ist, innerhalb deren ausschließlich Tätigkeiten vorkommen, die aus der betreffenden Tribeinstellung entspringen und außerhalb deren alle diese Tätigkeiten nicht weiter auftreten, auch dann nicht, wenn sie ihren Zweck nicht oder nur unvollständig erfüllen. So zeigte ich:

Durch Versuchsgruppe 1, daß die Wespe sich bei der Holzgewinnung nicht beliebig lange aufhalten läßt, sondern schließlich vor Erledigung des gewohnten Arbeitsmaßes aufhörte und mit einem viel zu kleinen Holzbreiklumpchen nach Hause flog.

Durch Versuchsgruppe 4, daß sich die Wespe auf der Suche nach einer passenden Baustelle nicht beliebig lange hinhalten läßt, sondern schließlich auch ohne geeignetes Aussen an jeder beliebigen Stelle ihren Papierbrei anbaut.

Durch Versuchsgruppe 5, daß sich die Wespe beim Plätten des ausgelegten Papierbreistreifens auch durch widrige Umstände nicht bewegen läßt, sehr viel länger als über das gewohnte Maß hinaus auszuhalten.

Obwohl durch das Instinktganze bedingt und diesem untergeordnet, treten durch diese Versuche die Teiltriebeinstellungen als scharf isolierte Gebilde hervor, durch die verschiedenste Einzeltätigkeiten zu einem sinnvollen Ganzen zusammengefügt werden.

Die maximale Zeitdauer, die dem Teiltrieb zur Verfügung steht, wird nur unter ungewöhnlich ungünstigen äußeren Umständen ausgenutzt. Sie beträgt in meinen Versuchen das 2—6fache der Zeit, die die Befriedigung des betreffenden Triebes unter normalen Umständen beansprucht.

Andere entsprechende Fälle sind zahlreich bekannt. Nur zwei Beispiele:

1. HINGSTON beobachtete *Eumenes conica*, eine solitär lebende Wespe, die Lehmzellen baut und jede einzelne Zelle mit mehreren kleinen Raupen füllt. Nahm HINGSTON der Wespe diese fort, so brachte sie immer wieder welche, so viel wie im ganzen hinreichten, um 3 Zellen zu füllen. Erst dann ließ sie ab.

2. Das Weibchen des Ohrwurmes *Forficula auricularia* pflegt seine Eier bis zum Schlüpfen der Jungen. Diese Brutpflegeperiode konnte ich (1929) erheblich über das gewöhnliche Maß verlängern, indem ich dem Weibchen nach dem Schlüpfen der Jungen wieder neue Eier gab, die von anderen Weibchen derselben Ohrwurmart stammten.

Es handelt sich bei dieser Vermehrung gleicher Tätigkeiten über das gewohnte Maß hinaus im Falle der Zielverfehlung auch bei Insekten um eine so allgemein verbreitete Erscheinung, daß sie sich als Gesetz, zum mindesten als Regel aufstellen läßt.

Hiernach dürfte die viel zitierte Angabe FABRES, daß eine *Chalicodoma*, in die Zelle, die man unten angebohrt hat, so daß der eingetragene Honig ausläuft, trotzdem ebenso viel einträgt wie sonst, nicht genau sein. Die Biene muß nach dem Gesetze mehr eintragen als sonst, etwa das 2—4fache.

g) Eine besondere Eigentümlichkeit dieser Teiltriebe ist, daß sie nicht immer gleich stark sind, sondern wie ich durch die 4. Versuchsgruppe nachwies, je länger unbefriedigt, um so stärker werden. Das zeigt sich einmal darin, daß die allgemeine Empfänglichkeit für interferierende Reize immer schwächer wird als Folge der Aufmerksamkeit-verengenden Zunahme der inneren Sammlung. Und das kommt zum anderen dadurch zum Ausdruck, daß das Tier in dem aktuellen Triebbereiche immer weniger wählerisch wird, d. h. eher auf jede passende oder minder passende Gelegenheit eingeht und schließlich sogar ohne jede weitere Rücksicht auf die Außenwelt den Trieb irgendwie beliebig befriedigt, da, wo es sich gerade befindet.

h) Jeder dieser inneren Teiltriebeinstellungen des Papierbereitungsinstinktes sind nun bestimmte äußere Reize verkoppelt, die ausschließlich zustande sind, den einzelnen Trieb zu befriedigen.

Die Reize, die passende Gelegenheiten zum Anbau des Papierbreies anzeigen und damit den Suchtrieb der Wespe nach einer geeigneten Baustelle befriedigen können, werden in den folgenden Teilen 2, 3, 4 und 6 meines Hauptthemas untersucht.

Literaturverzeichnis.

Alverdes, F.: Tierpsychologische Analyse der intrazentralen Vorgänge, welche bei dekapoden Krebsen die lokomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen. Z. wiss. Zool. 137 (1930). — Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in den Verhaltensweisen der Tiere. Biol. generalis (Wien) 7 (1931). — **Bischoff, H.:** Biologie der Hymenopteren. Biol. Studienb. 5 (1927). — **Hingston, R. W. G.:** Problems of instinct and intelligence. London 1928. — (Siehe auch: Problèmes de l'instinct et de l'intelligence chez les insectes. Payot. Paris 1931.) — **Janet, Ch.:** (a) Sur *Vespa media*, *V. silvestris* et *V. saxonica*. Mem. Soc. Acad. de l'Oise 16 (1895). (b) Sur *Vespa crabro* L. Histoire d'un nid depuis son origine. Mém. Soc. Zool. France 8 (1895). — Observations sur les guêpes. Paris: C. Naud 1903. — **Meyer, Heinr.:** Biologische Verhältnisse einheimischer Hymenopteren zur Winterzeit. Verh. d. Naturhist. Ver. d. pr. Rhld. u. Westfalen 69 (1912). — **Siebold, C. Th. v.:** Beiträge zur Parthenogenese der Arthropoden. Z. wiss. Zool. 1871. — **Weyrauch, W.:** Experimentelle Analyse der Brutpflege des Ohrwurmes *Forficula auricularia* L. Biol. Zbl. 49 (1929). — (a) Über sozialen und solitären Gebrauch von Rohstoffen im Haushalte sozialer Wespen 1935. — (b) Notizen über das Eierlegen der sozialen Insekten 1935. — (c) *Vespa* und *Dolichovespula*. Zwei Verhaltenstypen. Mit Bezugnahme auf die Frage nach der Fortschrittlichkeit der tierischen Organisation. Biol. Zbl. 55 (1935). — (d) Wie entsteht ein Wespennest? 2. Teil. Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Vespa germanica* F. und *V. vulgaris* L. beim Bau der Hülle ihres Nestes. Z. vergl. Physiol. im Druck. — (a) Die Aufhäufungstendenz, 2. Teil. 1936. — (b) Über die „Wächter“ im Neste von *Vespa*, 1936.

THE MYTH OF SEMIAQUATIC PHASMIDS.

By

B. P. UVAROV.

(Dept. of Entomology, British Museum, London.)

With 2 figures in the text.

(Eingegangen am 25. Juni 1935.)

Mr. R. W. PAINE, Government Entomologist at Fiji has recently brought home and presented to the British Museum two female specimens of a remarkable Phasmid, *Cotylosoma dipneusticum* WOOD-MASON. However, even more valuable than the specimens are the observations on the habits of this insect which Mr. PAINE has been able to make and which he very kindly allowed me to use. These observations supply a convincing proof that the specific name of the insect, implying its ability for both aerial and aquatic respiration, was based on nothing else than theoretical deductions from a superficial study of structure. The history of this error is of considerable interest, the more so that it is linked with the equally unjustified descriptions of similar habits in another Phasmid, occurring in South America.

Structural adaptations to semiaquatic life in Prisopus.

The story of the remarkable semiaquatic habits of the Brazilian *Prisopus flabelliformis* STOLL can be found in most standard book on entomology, where they are described as actually observed facts, and it is interesting to investigate the origin of these statements.

The observations on *Prisopus* are usually credited to MURRAY. From MURRAY's paper (1866) on the subject it can, however, be inferred that he had seen only a dead specimen of the insect. The specimen was received by him from ALEXANDER FRY in Brazil, who also had never seen the insect alive, but had obtained it from a third person, not named. That unknown person, apparently not a naturalist at all, told FRY that the insect was caught by him in the mountains of Brazil, and "its habits were to spend the whole of the day under water, in a stream or rivulet, fixed firmly to a stone in the rapid part of the stream; but on the approach of dusk to leave the water and to sally forth into the night air on its own affairs . . ."

MURRAY, having taken this fantastic description for scientifically established facts, proceeds to discuss in great detail various points in the structure of *Prisopus* which appeared to him as remarkable adaptations to this unusual mode of life. The following features are particularly mentioned:

1. Body is flattened and hollowed out on the ventral side, so that the insect can cling to a stone by exhausting the air between the body and the stone.

2. All the legs fit closely to the sides of the abdomen and are dentate and provided with a thick fringe of hair. "Moreover, at the knee-joint, where there is unavoidably an opening or unprotected space, it is provided with a flap or side knee-pan, a provision which occurs in no other insect with which I am acquainted. This flap hangs down, filling up the opening and is furnished, like the rest of the outer margins of the leg and body, with a supply of hair impervious to water". The flap is supposed to serve for closing the opening at the knee-joint, so that a vacuum can be created under the body. Actually, there are two flaps, one on each side of the base of the anterior tibia, though MURRAY apparently noticed only one.

3. The tegmina in other Phasmidae are usually short and narrow, while here they are as long as the body, and broad enough to cover the whole of the large underwings when folded.

4. The claws of the tarsi are strong, powerful and well adapted for clinging to a stone in rapidly running water.

In this description, the author's wish to find adaptations for aquatic life led him to make a number of misstatements and unwarranted conclusions. The shape of the body, very flat and hollowed out ventrally, can be observed in most Phasmids living on trunks and branches of trees. Moreover, it can also be seen in other *Orthoptera* of similar habits, such as Mantidae of the genera *Theopompa* and *Tarachodes* (particularly larvae), Tettigoniidae of the genera *Sathrophyllia* and *Cymatomera*, etc. In most of them, expansions on the sides of the abdominal segments and on the legs are observed, as well as the fringes of hair, supposed by MURRAY to exist in *Prisopus* only and for a highly special purpose. Tarsal claws in *Prisopus* are not particularly strong and powerful. As regards the elytra, their description is incorrect, since in *Prisopus* they are definitely shorter than the wings, and are not adapted to protect the latter from water; in fact, they are built exactly as in very many other Phasmid genera. The only peculiar feature of *Prisopus* are the pair of flap-like appendages on the knees, to which a highly special function is ascribed by MURRAY. These appendages are really very peculiar, but we will return to their discussion later on.

It will be seen that as far as *Prisopus* is concerned, there is nothing in its morphology to support the story of its semiaquatic life. No evidence whatever in support of the story came to light during nearly seventy years which elapsed since its publication, but nevertheless it is still repeated in modern books on entomology. There is little doubt that the first unknown author of the story has either invented it for FRY's benefit, or as suggested by my friend Mr. D. E. KIMMINS, he may have mistaken the Phasmid for a Perlid, for which such habits would be normal while a general resemblance of *Prisopus* to a large Perlid is very striking.

Cotylosoma dipneusticum and its "tracheal gills".

In 1878 WATERHOUSE showed WOOD-MASON a Phasmid in the British Museum collection with curious laminate appendages on the



Fig. 1. *Cotylosoma dipneusticum*
W.-M., ♀.

sides of the metathorax. WOOD-MASON, obviously under the influence of MURRAY's description of semiaquatic habits of *Prisopus*, did not hesitate to ascribe the same mode of life to the new insect. He gave it the appropriate name of *Cotylosoma dipneusticum* (fig. 1), but only a very sketchy description. According to WOOD-MASON "the insect in question is closely related to the *Prisopi*, but is even more profoundly modified for an aquatic life; for it breathes not only in the ordinary fashion amongst insects by means of tracheae opening by stigmata on the exterior of the body, but also by the structures known as tracheal gills. From each side of the body, in fact, along the lower margins of the sides of the metathorax, there stand straight out five equal small but conspicuous ciliated oval plates, which, when the insect is submerged and its stigmata are closed, doubtless serve to bring the air that is thus shut up within the body into such intimate relation either with the oxygen dissolved in, or with the air in mechanical mixture with, the water as to render diffusion and consequently respiration possible. The only other insect known to me in which during adult life ordinary

aerial respiration and respiration by tracheal gills co-exist is *Pteronarcys regalis*, one of the *Orthoptera Amphibiotica*".

It was not until 1895 that WATERHOUSE returned to *Cotylosoma* and published a good figure of it. As regards WOOD-MASON's most positive statements on the function of the metathoracic appendages, WATERHOUSE says: "There is nothing in the form of the lateral plates of the metathorax to show definitely that they are 'tracheal gills', although I would not, on the other hand, say that they are not."

SHARP (1895) and REDTENBACHER (1908) are definitely of the opinion that the metathoracic appendages in *Cotylosoma* are not tracheal gills, although no one apparently has studied these structures in detail. It is

curious that both these authors nevertheless continue to believe MURRAY's account of the habits of *Prisopus*.

The nature and probable physiological role of the metathoracic appendages can be studied very imperfectly on dry material only. My friend Mr. W. E. CHINA has kindly made a preparation and drawing (fig. 2) of one appendage, after boiling in water one of the females brought by Mr. PAINE. The appendage is flat, with strongly chitinised walls, which at once suggest that it cannot possibly act as a gill. Moreover, it is supplied only with a very small tracheal branch, which is only slightly divided inside the appendage. The trachea obviously serves



Fig. 2. *Cotylosoma dipneusticum* W.-M.,
a metathoracic appendage.

only to bring in oxygen necessary for the organ. The true tracheal gills are, of course, served by a large trachea which is divided into numberless small branches coming in contact with the very fine walls of the gill. Even this superficial study of the appendage reveals its absolute lack of adaptation for the respiratory function. The knee appendage of *Prisopus* has an exactly similar structure.

Habits of Cotylosoma dipneusticum.

Mr. PAINE has kindly supplied me with the following notes on the two specimens collected by him in Fiji:

"The specimen with the broken off legs etc. was taken in the forest — on the ground — at 1,100' on the west side of Taveuni, Fiji in January 1934. It was crawling on the ground some way from any water in such a manner as to leave no doubt that it did not habitually frequent streams, as was formerly suggested. This female laid several eggs during the 6 days it was kept alive in captivity, but it never fed on any of the things provided for it — leaves of the tree (*Lauraceae*, Gen. undetermined) near to the trunk of which the specimen was found, sundry mosses, lichens and ferns from the floor of the forest in the locality where the insect was taken. The eggs were kept for more than 4 months, but none hatched; and on dissection showed no sign of embryonic development. They appeared to be infertile. The other specimen — also a female — was brought to me by a planter (in June 1934) who captured it in the forest at about 400' above sea level on the west side of Taveuni. Apart from the fact that it was crawling about in the forest I could get no very exact information regarding the exact situation in which it was found.

I killed this specimens, and dissected out the stomach to see if the contents of the gut would throw any light on its normal habitat and food. The gut contained bitten off fragments of a green dicotyledonous leaf (unidentifiable) and some rather pulpy yellowish plant matter, possibly fruit skin or dead leaf (probably the leaf veins or petiole, which in many forest plants on Taveuni are yellowish in colour). Also some interesting coffin-shaped, white objects of varying sizes — the longest about $1\frac{1}{2}$ mm. long. They resembled diminutive and much attenuated hymenopterous cocoons with a pupa inside, but I do not know what they were.

There is no doubt whatever in my mind that *C. dipneusticum* is not an aquatic insect. It appears to be an exceedingly uncommon insect, because it has only been found in Fiji on the island of Taveuni and apart from the two specimens I got last year I have seen only one other specimen before — a somewhat battered female in the Government collection in Suva.

But, on the other hand, it had been supposed by entomologists resident in Fiji that the insect frequented the beds of streams and for that reason no very thorough search has been made for it on forest trees. Furthermore, comparatively little collecting of a general nature has been done in the Fiji forests by resident or visiting entomologists. I have searched many stream beds on Taveuni primarily for mosquitoes; but I always kept an eye open for *Cotylosoma*. My failure to find it there does not now surprise me.

It is mentioned by SHARP that the describer of the species considered it probable that the curious leaf-like projections from the ventral side of the metathorax were tracheal gills. I have no idea what the function of these organs is, unless they assist in the general protective form of the species, which in colour and shape closely resembles certain lichens amongst which it may very possibly rest on the trunk of a forest tree. But the ventral position of the organs seem to suggest that they have some other significance than that of protective body pattern.

As far as I am aware the male of this insect has never been found; but it seems likely that this sex exists, because the eggs laid by the female captured in January 1934 did not hatch, and it would appear that the parent female had not mated or else had depleted her supply of spermatozoa by the time the eggs were laid in captivity."

Mr. PAINE's notes leave no doubt as to the true habits of *Cotylosoma*. Confirmatory evidence in support of this view can be found in a note accompanying MCGILLIVRAY's description (1860) of *Prisopus carlottae* from the New Hebrides, which also belongs to *Cotylosoma*. According to that author "it is said to be found on the trunks of trees". All morphological features of *Cotylosoma*, such as the flattened body, with expanded margins, laminate and wavy margins of legs, fringes of hairs, etc., are most typical of an insect living on tree trunks covered with lichens and certainly would be most unusual in an aquatic insect.

The only structures for which it is not easy to account are the metathoracic appendages. We have seen that they cannot possibly be respiratory organs, and Mr. PAINE must be right in his suggestion that they cannot represent outgrowths of the body intended to produce a closer imitation of lichens. Indeed, they are not particularly lichen-like in their appearance. Moreover, they are not mere expansions of chitin, but definite organs, connected with the body by a joint. It is very interesting that exactly similar organs are found in species of the genus *Prisopus* where they are represented by jointed "knee-flaps" (MURRAY) of the same shape and structure as the metathoracic appendages of *Cotylosoma*. It would be futile to speculate on the possible physiological role of these peculiar organs, until these insects are studied alive, and the histology of the organs is investigated on fresh, or suitably fixed, material. It would be particularly interesting to study their innervation as they may most likely represent some sense organs.

Systematic notes on the genus Cotylosoma.

REDTENBACHER (1908) considered *Cotylosoma* a synonym of *Nisyrys*, a genus described by STAL (1877) to include a Fijian species, *N. spinulosus*. There is no doubt, however, that the two genera are sufficiently distinct. In *Nisyrys* the whole body is much more spinose; femora and tibiae are provided with flattened margins; but, they are not broadly foliaceous as is the case in *Cotylosoma*; metatarsi of all legs are not expanded; foliaceous lobes of abdomen are small, not overlapping; female cerci small, not expanded apically.

The following four species are true *Cotylosoma*: *C. dipneusticum* W.-M., Taveuni, Fiji. *C. amphibius* St., Tonga. *C. godeffroyi* REDT., Tongatabu. *C. carlottae* MCGILL., New Hebrides.

REDTENBACHER (l. c.) quotes *C. amphibius* and *C. carlottae* from Fiji, as well, which suggests that the presumed specific characters are of doubtful value.

All known species have been described from the female sex alone, and resident entomologists of Oceania should try to discover the males. Now that the true habitat of these insects is known, it will be easier to find them and to throw more light on their habits.

Bibliography.

MacGillivray, J.: Description of *Prisopus carlottae*, a new species of leaf insect. Zoologist (Lond.) 18, 7141—7142 (1860). — Murray, A.: On the habits of the *Prisopi*. Ann. a. Mag. Natur. Hist. (3) 18, Nr 106, 265—268 (1866). — Redtenbacher, J.: Die Insektenfamilie der Phasmiden. 1908. — Sharp, D.: Cambridge Natur. Hist. 1, 272—273 (1895). — Stål, C.: Espèces nouvelles de Phasmides. C. r. Soc. Entomol. Belge 20, No 62—79 (1877). — Waterhouse, C. O.: Observations on the supposed semiaquatic Phasmid, *Cotylosoma dipneusticum*, W.-M. Ann. a. Mag. Natur. Hist. (6) 15, 489—499 (1895). — Wood-Mason, J.: Preliminary notice of a species of *Phasmidae* apparently possessing all the structural arrangements needed for aerial and aquatic respiration. Ann. a. Mag. Natur. Hist. (5) 1, 101—102 (1878).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM DARMKANAL EINIGER APIDEN UND VESPIDEN¹.

Von

ERNST WEIL.

Mit 24 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Mai 1935.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	438
Material und Methoden	439
1. Der Vorderdarm	440
a) Pharynx und Oesophagus S. 440. — b) Honigblase (Ingluvies) S. 441. — c) Zwischendarm S. 441.	
2. Der Mitteldarm	447
a) Morphologie und Histologie S. 447. — b) Bildung der peritrophischen Membran S. 451. — c) Substanz der peritrophischen Membran S. 455. — d) Verhalten der peritrophischen Membran gegenüber Farbstoffen S. 456. — e) Sekretion S. 458. — f) Regenerationskrypten und Epithelregeneration S. 459. — g) MALPIGHISCHE Gefäße S. 461.	
3. Der Enddarm	463
a) Dünndarm S. 463. — b) Rectum S. 464. — c) Rectalpapillen S. 465.	
Zusammenfassung	475
Literaturverzeichnis	477
Erklärung der Abkürzungen in den Abbildungen	478

Einleitung.

Der Darmkanal von *Apis mell.* ist bereits eingehend nach verschiedenen Richtungen hin untersucht worden, so von PETERSEN (1912), KOEHLER (1921), PAVLOVSKY und ZARIN (1922), TRAPMANN (1923), EVENIUS (1923 und 1925), HUNKELER (1925), SNODGRASS (1925). Doch geht schon aus einem zusammenfassenden Bericht von ARMBRUSTER (1930) hervor, daß es auch auf dem rein morphologischen Gebiet der Bienenernährung verschiedene noch zu klärende oder strittige Fragen gibt. Es handelt sich hierbei unter anderem um die Sekretion und Epithelregeneration im Mitteldarm, um die Bildung und Bedeutung der peritrophischen Membran und um die Bedeutung der sog. „Rectaldrüsen“. Zudem erschienen noch Arbeiten von CAMPBELL (1929), WIGGLESWORTH (1930 und 1933) und v. DEHN (1933), die mit den früheren Autoren durchaus nicht in Einklang stehen. Meine Untersuchung des Darmkanals von *Apis mell.* soll also den Zweck haben, die früheren Ergebnisse von Einzeluntersuchungen zusammenfassend zu überprüfen und strittige oder offene Fragen zu klären. Ferner habe ich den Darmkanal einiger *Apiden* und *Vespiden*, die größtenteils noch nicht untersucht waren, bearbeitet und mit den Befunden von *Apis mell.* in Vergleich gesetzt. Ich hoffe, so meinen Ergebnissen eine breitere Grundlage gegeben zu haben.

Herrn Prof. F. ALVERDES danke ich an dieser Stelle für die Förderung meiner Arbeit, ferner Herrn Dr. FREUDENSTEIN, der mir stets reichliches Bienenmaterial aus der Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht zur Verfügung stellte und mich unterstützte.

¹ Dissertation der Philosophischen Fakultät der Philipps-Universität Marburg.

Material und Methoden.

Es wurden zur Untersuchung herangezogen: *Apis mell.* in verschiedenen Altersstadien, *Prosopis* (mehrere Arten), *Heriades truncorum* und *fuliginosus*, *Anthophora crinipes*, *Megachile ericetorum*, *Anthidium manicatum*, *Nomada melathoracica*, *Coelioxys conoidea*, *Bombus terrester* und *soroensis*, *Vespa germanica*, *vulgaris* und *crabro*, *Polistes gallica*, *Philanthus triangulum* (zu den Grabwespen gehörig).

Aus den Arbeiten von KOSMIN und KOMAROW (1932) und KRATKY (1932) ergab sich, daß auch bei morphologischen Untersuchungen das Alter des Objekts mit zu berücksichtigen ist, da mit dem Alter die physiologischen Bedingungen der

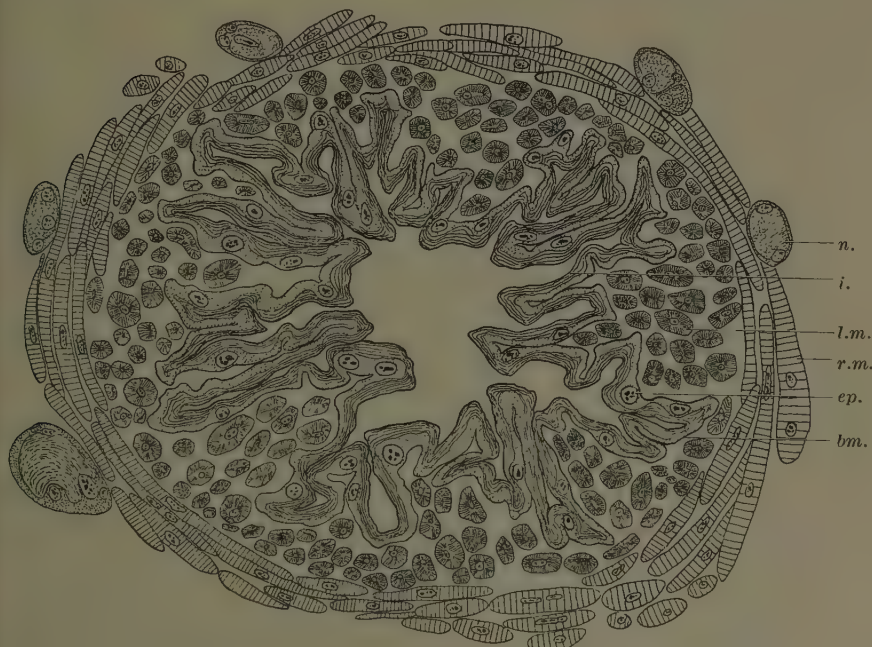


Abb. 1. Querschnitt durch den Oesophagus von *Vespa crabro*. Vergr. 450mal.

Ernährung und des Stoffwechsels sich ändern. Es wurden deshalb bei *Apis mell.*, wo sich durch Zeichnung eben schlüpfender Bienen mit Schellackfarbe eine Altersbestimmung erreichen ließ, nur Tiere untersucht, deren Alter bekannt war.

Bei allen Untersuchungen wurde der Darm aus dem mit Chloroform narkotisierten Tier herauspräpariert, mit Glasnadeln in einer PETRI-Schale auf Paraffin aufgesteckt und dann das Fixierungsgemisch darübergegossen. Nach eingehenden Versuchen mit Fixierungsgemischen nach CARNOY, FLEMMING, ZENKER und mit „Susa“ kam ich zu dem Ergebnis, daß „ZENKERS Gemisch“, auf 60° erwärmt, sich am besten bewährt. Gute Schnittbilder ergaben bereits die Färbungen mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN und DELAFIELD, die ich zu Anfang meiner Untersuchungen anwandte. Später benutzte ich jedoch ausschließlich die auf diesem Gebiet noch nicht erprobte Azanfärbung (s. ROMEIS). Die damit erzielte Vielfachfärbung läßt bedeutend mehr erkennen als die älteren Färbemethoden.

Über die besondere Technik von Fütterungsversuchen und über einen Chitinnachweis wird in den betreffenden Kapiteln berichtet. Die Zeichnungen wurden

mit dem ABBÉschen Zeichenapparat entworfen. Die Mikrophotographien wurden bei der Firma *Ernst Leitz*, Wetzlar, der ich an dieser Stelle danke, mit dem „Panphot“ hergestellt.

1. Der Vorderdarm.

a) *Pharynx und Oesophagus.*

Der Vorderdarm beginnt mit dem im Kopf gelegenen Pharynx, dem sich im Thorax der Oesophagus anschließt. Diese beiden Teile bilden

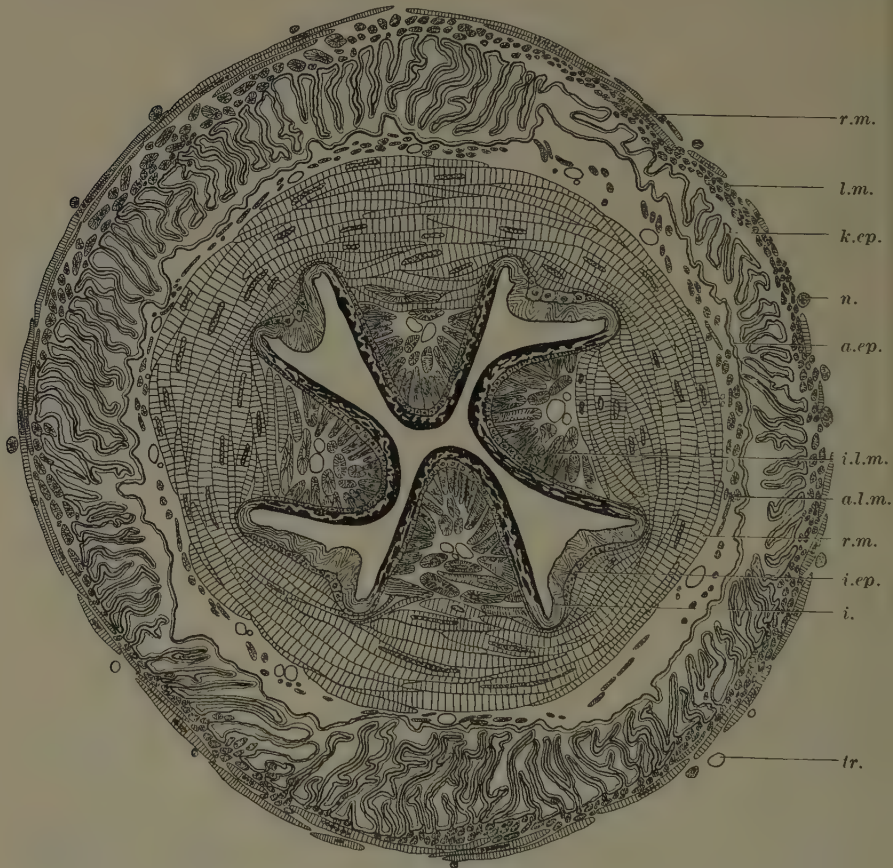


Abb. 2. Querschnitt durch den Kropf von *Vespa crabro* in Höhe des Ventilkopfes.
Vergr. 135mal.

ein dünnes Rohr, das sich von der Mundöffnung bis zum Abdomen erstreckt, wo sich der Oesophagus zu einem Kropf oder Ingluvies erweitert. Der Pharynx weist einen größeren Querschnitt und stärkere Versorgung mit Längs- und Ringmuskulatur auf. Sonst haben beide Vorderdarmteile gleichen histologischen Aufbau. Diese für *Apis mell.*

schon von den obengenannten Autoren getroffenen Feststellungen habe ich auch bei den von mir neu untersuchten *Apiden* und *Vespiden* bestätigt gefunden. An einem Querschnitt durch den Oesophagus von *Vespa crabro* (Abb. 1) sei die Histologie demonstriert. Die Darmwand ist stark gefaltet und daher sehr erweiterungsfähig. Einer Basalmembran oder Tunica propria sitzt ein dünnes Epithel auf, das keine Zellgrenzen erkennen läßt. Das Epithel ist von einer Intima bedeckt, die geschichtete Struktur aufweist. Auf der Außenseite liegen dem Epithel zunächst Längsmuskel-, dann Ringmuskelbündel auf. Sie bewirken Erweiterung und Verengung des Oesophagus. Ferner sind im Schnittpräparat mehrere Nervenstränge getroffen, die den Oesophagus längs begleiten.

b) Honigblase (Ingluvies).

Im Abdomen erweitert sich der Oesophagus zu einer Blase, die je nach dem Füllungszustand mehr oder weniger stark ausgedehnt ist. Diese Blase, die bei *Apis mell.* als Honigblase bezeichnet wird, ist homolog dem Kropf oder der Ingluvies anderer Insekten. Die Darmwand, die ebenso wie die des Oesophagus gebaut ist, zeigt eine regelmäßige Faltung, die eine Ausdehnung des Kropfes ermöglicht (Abb. 2). Der Kropf ist mit dem Mitteldarm durch den zu einem Verschlußapparat ausgebildeten „Zwischendarm“ verbunden. Im Kropf wird die Nahrung gesammelt, bei der Biene auch zu Honig verarbeitet und kann durch Kontraktion der umgebenden Muskeln zur Fütterung der Brut oder zur Speicherung in Wabenzellen entleert werden.

c) Zwischendarm.

Am Zwischendarm ist nach TRAPPMANN (1923) zu unterscheiden Ventilkopf, Ventilhalz und Ventilschlauch (Abb. 3, 4, 5). Wendet man die Namen der vergleichenden Anatomie an, so wären Ventilkopf und Ventilhalz als Proventriculus, der Ventilschlauch als Valvula cardiaca zu bezeichnen (vgl. WEBER 1933). Die Bezeichnung Zwischendarm behalte ich hier bei, weil sie in der Fachliteratur durch ZANDER (1922), TRAPPMANN (1923), J. EVENIUS (1925) u. a. eingeführt ist. Der Zwischendarm von *Apis*

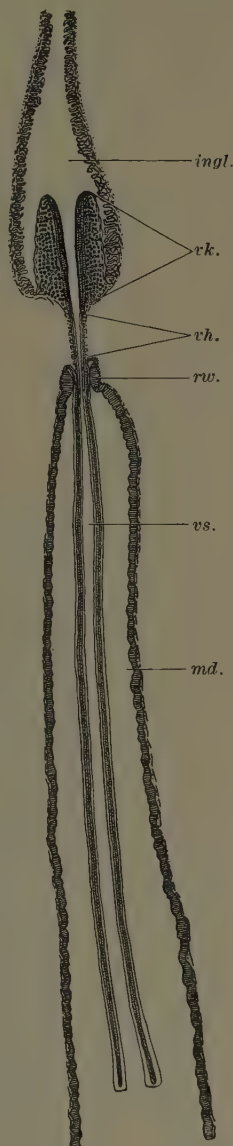


Abb. 3. Längsschnitt durch den Kropf, Zwischendarm und Mitteldarm von *Vespa crabro*. Vergr. 18mal.

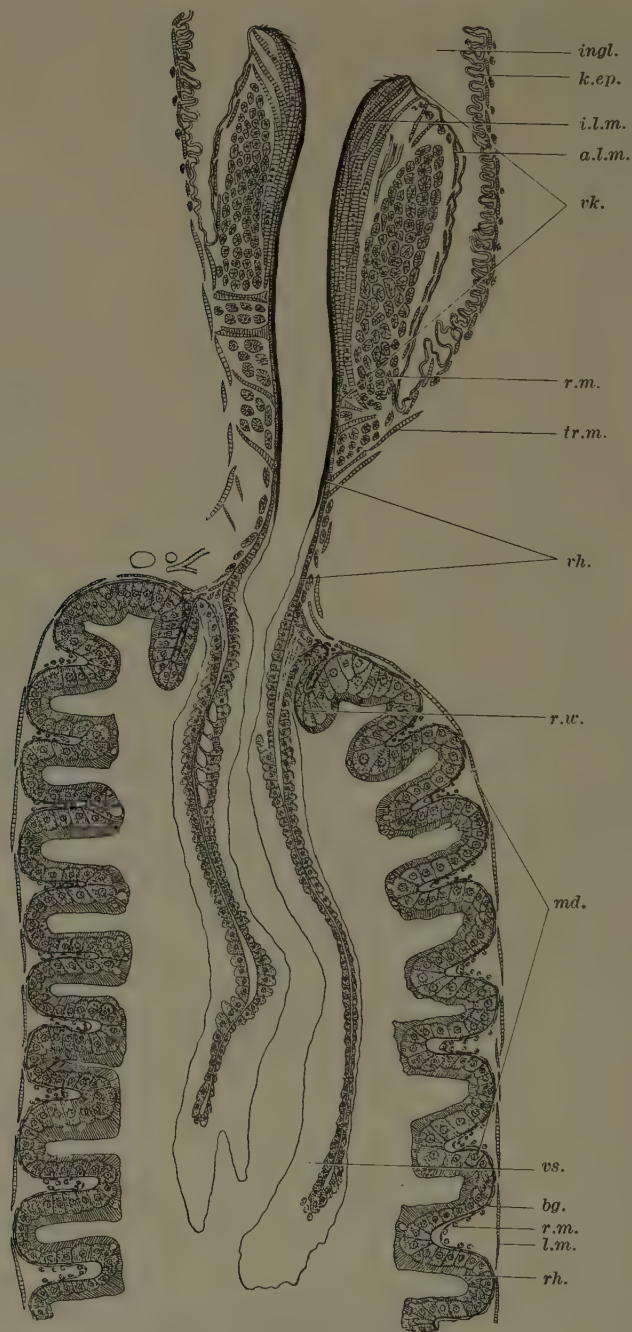


Abb. 4. Längsschnitt durch den Kropf, Zwischendarm und Mitteldarm von *Anthidium manicatum*. Vergr. 110mal.

mell. wurde histologisch eingehender von TRAPPMANN (1923) und seine Entstehung von J. EVENTIUS (1925) beschrieben.

Bei den von mir untersuchten Arten ließen sich allgemein folgende Feststellungen machen. Der Ventilkopf ist eine Einstülpung des Vorder-

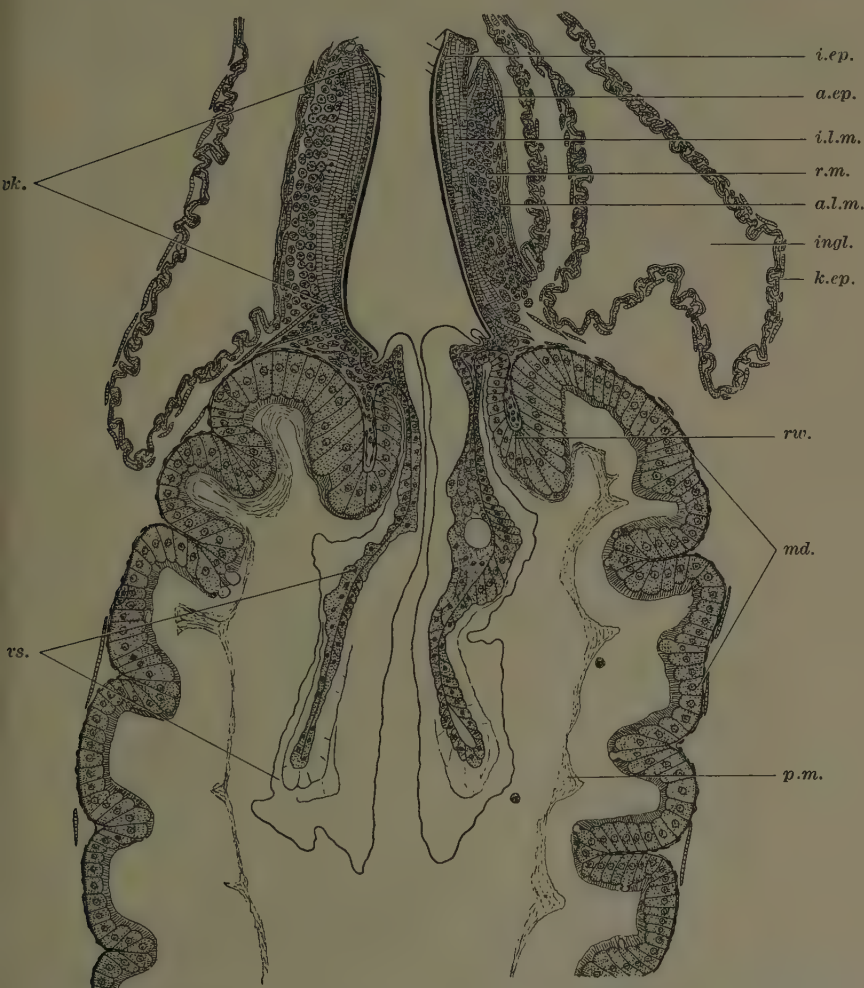


Abb. 5. Längsschnitt durch den Kropf, Zwischendarm und Mitteldarm von *Heriades fuliginosus*. Vergr. 180mal.

darms, genauer gesagt des Proventriculus in den Kropf (vgl. Abb. 2, 3, 4, 5 und 6). Es ist demgemäß ein inneres Epithel (*i.ep.*) und ein äußeres Epithel (*a.ep.*) zu unterscheiden. Das äußere Epithel besteht aus flachen Zellen mit dünner Chitintima und entspricht dem Epithel des Kropfes. Das Innenepithel besteht aus kubischen Zellen, denen eine verdickte

Intima aufsitzt. In der Intima sind zwei Schichten zu unterscheiden (vgl. RUNGJUS, 1911, bei *Dytiscus* und TRAPPMANN, 1923, bei *Apis mell.*), eine innere, heller gefärbte „Lammellosa“ und eine äußere härtere, dunkel gefärbte Schicht „Lutea“, der Inkrusten eingelagert sind (Abb. 2). Die Intima des Innenepithels kann als Kauleiste angesehen werden. Am oberen Ende der Kauleisten sind widerhakenähnlich Chitinborsten ausgebildet (Abb. 4, 5, 6). Wie aus dem Querschnitt (Abb. 2) hervorgeht,

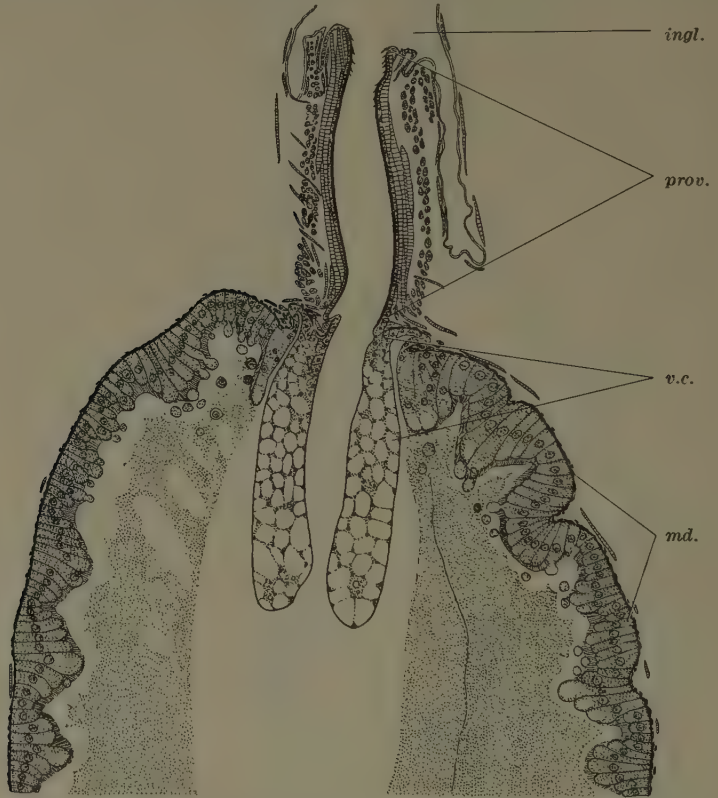


Abb. 6. Längsschnitt durch den Kropf, Zwischendarm und Mitteldarm von *Philanthus triangulum*. Vergr. 110mal.

besteht der Ventilkopf aus vier Einzelteilen oder „Lippen“. Die Intima ist nur an den vorspringenden Lippen zu Kauleisten ausgebildet; in den Winkeln ist das Chitin heller gefärbt, weniger inkrustiert, also weicher, so daß die vier Einzelteile in den Winkeln beweglich sind.

In die Einstülpung sind Muskeln, Tracheen und Nerven einbezogen. Es ist zu unterscheiden eine innere und äußere Längsmuskulatur (Abb. 2, 3, 4, 5 und 6). Ihre Kontraktion bewirkt ein Öffnen des Ventilkopfes. Eine reiche Ringmuskulatur bewirkt das Schließen des Ventilkopfes.

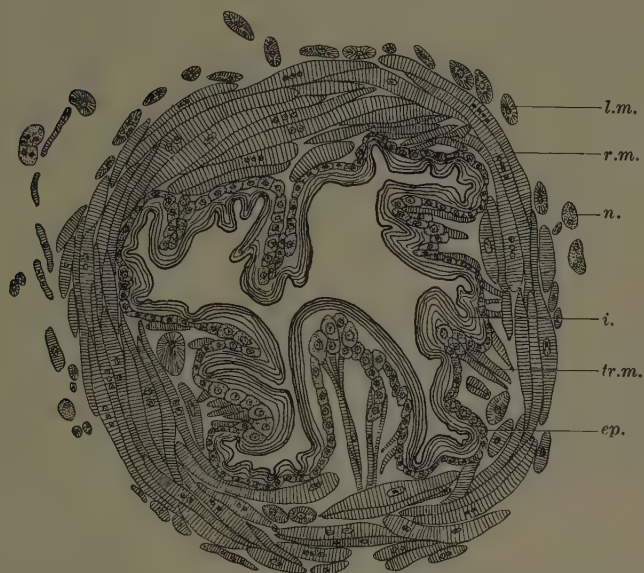


Abb. 7. Querschnitt durch den Ventilhalss (Sphincter) von *Vespa crabro*. Vergr. 180mal.

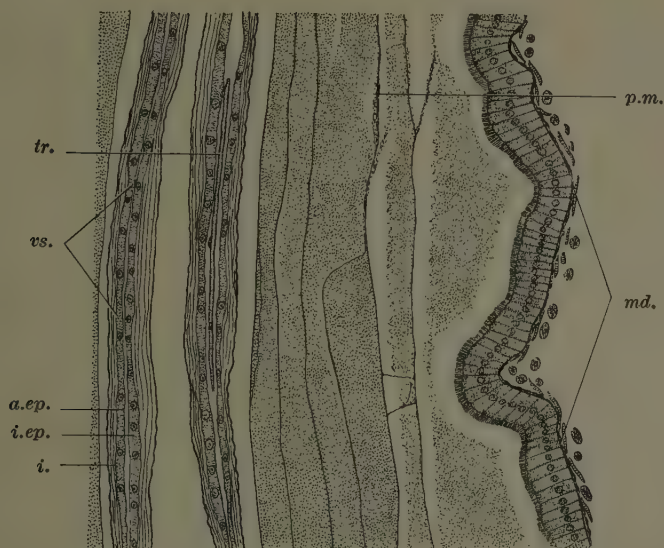


Abb. 8. *Vespa vulgaris*. Mitteldarmwand, peritrophische Membran, Ventilschlauch, Längsschnitt. Vergr. 180mal.

Einige Transversalmuskeln (vgl. insbesondere Abb. 4) schaffen zwischen Kropf und Ventilkopf einen festeren Zusammenhalt. Der Ventilkopf

führt in dem Kropf greifende Bewegungen aus, wie sie am frisch präparierten Darm noch zu beobachten sind. Es wird durch die Greifbewegungen des Ventilkopfes Nahrung aus dem Kropf durch den Zwischendarm in den Mitteldarm gebracht. Aus der Ausbildung der Intima zu Kauleisten ist wohl auf eine Kaufunktion des Ventilkopfes zu schließen, denn der Mitteldarminhalt ist oft ein fein zermahlenes Material (z. B. bei *Vespiden* und *Philanthus*). Eine Zerstörung der Pollenkörner durch den Ventilkopf halte ich ebenso wie ARMBRUSTER (1930) nicht für möglich.

Das kurze, nicht eingestülpte Stück des Proventriculus zwischen Kropf und Mitteldarm wird als Ventilhalbs bezeichnet. Aus einem Querschnitt (Abb. 7) ergibt sich, daß dieser Abschnitt als Sphincter zu wirken vermag. Das Epithel besitzt eine hohe Intima, die hell gefärbt und nicht inkrustiert ist. Durch Kontraktion der hier stark ausgebildeten Ringmuskulatur kann der Vorderdarm an dieser Stelle abgeschlossen werden. Wenn der Kropf entleert wird, schließt sich durch Kontraktion der Ringmuskulatur der Sphincter, so daß der Vorderarm nach dem Mitteldarm abgeschlossen ist. Durch Kontraktion der Muskulatur des Kropfes wird der Inhalt dann oralwärts entleert.

Der Ventilschlauch ist bei allen untersuchten Arten als schlauchförmige Einstülpung des Vorderdarmes in den Mitteldarm ausgebildet. Bei anderen Insekten ist ebenfalls eine kleine Falte des Vorderdarms an der Anfangsstelle des Mitteldarms vorhanden (vgl. *Dytiscus* nach RUNGIUS 1911). Sie wird als Valvula cardiaca bezeichnet. Die Basalmembran ist bei den *Apiden* und *Vespiden* mit in den Mitteldarm eingestülpt. Zwischen den Basalmembranen ist ein Raum frei, der von Muskelfibrillen, Bindegewebe und Tracheen ausgefüllt sein kann. Diese Elemente ließen sich jedenfalls bei *Apis* und *Bombus* feststellen. Bei *Vespa* fand ich nur vereinzelte Tracheenäste, die fast bis an das Ende des langen Ventilschlauches gingen (Abb. 8).

Der Basalmembran des Ventilschlauches sitzen höhere Epithelzellen auf, die nach außen ausgebuchtet sind (Abb. 4, 5). Die Intima kann sich in ihren äußeren Schichten ablösen (Abb. 5) und als „Chitintrichter“ in das Lumen des Mitteldarms hängen, wie dies bereits TRAPPMANN (1923) für *Apis mell.* beschreibt.

Der Ventilschlauch hat die Aufgabe, ein Zurückfluten des Nahrungsbreies aus dem Mitteldarm in den Kropf zu verhindern (vgl. TRAPPMANN 1923). Sollte im Mitteldarm ein Überdruck entstehen, so wird der Ventilschlauch zusammengedrückt oder an die Wand gepreßt, so daß der Mitteldarminhalt nicht in den Kropf gelangen kann.

TOSI (1895) hatte bereits in einer in der Fachliteratur wenig berücksichtigten Arbeit den Zwischendarm, den er als „Valvola del cardiacus“ bezeichnet, bei einigen *Apiden* mehr oder weniger eingehend untersucht und auf Grund des einfacheren oder komplizierteren Baues einen Stamm-

baum der *Apiden* aufgestellt. Es scheint angesichts der Abweichungen, die die verschiedenen für die *Apiden* konstruierten Stammbäume untereinander aufweisen (vgl. FRIESE 1922), sehr gewagt, auf ein solches Einzelmerkmal eine phylogenetische Betrachtung zu gründen. Ich möchte jedenfalls von einer derartigen Auswertung meiner morphologischen Feststellungen absehen.

Der Zwischendarm der von mir untersuchten Arten ist grundsätzlich nach jenem einheitlichen Plan aufgebaut, den TRAPPMANN (1923) für *Apis mell.* und TOSI (1895) für einige andere *Apiden* beschreiben. Die einzige wesentlichere Abweichung habe ich bei *Philanthus triangulum* festgestellt (Abb. 6), der ja auch als Grabwespe in seiner systematischen Stellung von den *Apiden* und *Vespiden* weiter entfernt steht. Der Proventriculus ist weniger in den Kropf eingestülpt, so daß ein Ventilkopf und ein Ventilhals kaum zu unterscheiden sind. Ein Ventilschlauch ist zwar ausgebildet, jedoch ist die Basalmembran nicht in den Mitteldarm eingestülpt, sondern der Ventilschlauch baut sich aus einem reticulären Bindegewebe auf, das aus Vorderdarmepithelzellen hervorgegangen zu sein scheint.

Bei den untersuchten *Apiden* und *Vespiden* zeigte sich, daß die Einstülpung des Ventilkopfes in den Kropf mehr oder weniger stark ausgebildet sein kann. Die geringste Einstülpung fand ich bei *Vespa germanica* und *vulgaris*. Der Grad der Einstülpung des Ventilschlauchs war bei den *Apiden* und bei *Philanthus* ziemlich gleich, und zwar betrug die Länge des eingestülpten Ventilschlauchs $\frac{1}{13}$ bis $\frac{1}{12}$ der Mitteldarmlänge. Bei den *Vespiden* fällt sehr die relativ größere Länge des Ventilschlauchs auf. Sie beträgt bei *Vespa crabro* ungefähr $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{4}$ der Mitteldarmlänge.

Eine besonders komplizierte Ausbildung erfährt der Zwischendarm bei den Hummeln durch eine Knickung beim Übergang vom Kropf in den Mitteldarm. Es sei auf die Darstellungen von TOSI (1895) bei *Bombus hortorum* und von SWINGLE (1927) bei *Bremus pennsylvanicus* verwiesen.

Für derartige Unterschiede in der Ausbildung des Zwischendarmes, die als mehr oder weniger geringe Modifikationen des allgemeinen Bauplanes aufzufassen sind, ließen sich Ursachen nicht finden. Es sind keine direkten Beziehungen zur Lebensweise festzustellen. Der Verschlußapparat zwischen Kropf und Mitteldarm ist grundsätzlich einheitlich ausgebildet, gleichgültig ob die Tiere soziale, solitäre oder parasitische Lebensweise haben. Wollte man derartiges anatomisches Material im Sinne von TOSI (1895) systematisch oder descendenztheoretisch auswerten, so müßten meines Erachtens umfassendere und weitgehendere biologische Untersuchungen vorausgehen.

2. Der Mitteldarm.

a) Morphologie und Histologie.

Der Mitteldarm, Chylusmagen oder Ventriculus der vergleichenden Anatomie wurde bereits für *Apis mell.* durch PETERSEN (1912), KOEHLER (1921), PAVLOVSKY

und ZARIN (1922), ZANDER (1922). TRAPPMANN (1923) und SNODGRASS (1925) beschrieben. Von anderen *Apiden* und *Vespiden* liegen keine eingehenden Untersuchungen des Mitteldarmes vor.

In der äußeren Morphologie stimmt der Mitteldarm der von mir untersuchten Arten mit dem von *Apis mell.* überein. Er ist ein einfaches Rohr ohne Blindsäcke, das außer den am Ende mündenden MALPIGHISCHEN Gefäßen keine Anhänge besitzt. Er ist durch eine mehr oder weniger einschneidende Ringelung ausgezeichnet, durch die eine Oberflächenvergrößerung herbeigeführt wird. Auch der histologische Aufbau ist im wesentlichen einheitlich. Auf speziellere Unterschiede wird im folgenden eingegangen. Der Mitteldarm hat bei verschiedenen Arten nachstehende Längenmaße:

<i>Anthidium manicatum</i>	8 mm	<i>Vespa germanica</i>	18 mm
<i>Apis mell.</i>	12 „	<i>Vespa crabro</i>	28 „
<i>Bombus terrester</i>	15 „		

Diese Längenmaße entsprechen im wesentlichen der unterschiedlichen Körpergröße.

Die Abgrenzung des Mitteldarmes vom Vorder- und Enddarm läßt sich genauer erst im Schnittbild festlegen. Am Vorderende beginnt der Mitteldarm mit einem Ringwulst von hohen Epithelzellen (Abb. 3, 4, 5, 6). J. EVENIUS (1925) bezeichnet diesen ersten Epithelring als „Ringwall“. Am besten ist er auf Abb. 3 von *Vespa crabro* oder auf den Bildern TRAPPMANNs von *Apis mell.* (s. ARMBRUSTER 1930) zu erkennen. An der Ansatzstelle dieses Ringwalls endet die Chitinintima des zum Vorderdarm gehörenden Ventilschlauchs. An Stelle der Intima tritt bei den Mitteldarmzellen ein Rhabdorium oder Stäbchensaum (Abb. 4, 5 und 6). Auf der Außenseite des Epithels liegt eine Bindegewebsschicht, die dem Vorder- und dem Enddarm fehlt. Die Bindegewebsschicht nimmt an der Einstülpungsstelle des Ventilschlauchs in den Mitteldarm ihren Anfang. Sie endet an der Ansatzstelle der MALPIGHISCHEN Gefäße.

Am analen Ende des Mitteldarmes münden die MALPIGHISCHEN Gefäße. Ihre Histologie stimmt weitgehend mit der des Mitteldarmes, als dessen Divertikel sie aufzufassen sind, überein. Die Epithelzellen der MALPIGHISCHEN Gefäße tragen ebenfalls ein Rhabdorium. Ebenso ist ihre Außenseite von einer bindegewebsartigen Peritonealhülle bedeckt. Erst hinter der Mündungsstelle der MALPIGHISCHEN Gefäße beginnt der Enddarm mit einem muskelreichen pylorusartigen Wulst. An Stelle des Rhabdorios tritt die Chitinintima. Diese für alle von mir untersuchten Arten einheitlichen Ergebnisse stimmen mit der Darstellung TRAPPMANNs (1923) für *Apis mell.* überein.

Folgender histologischer Aufbau des Mitteldarmes ließ sich bei dem untersuchten Material übereinstimmend feststellen. Die hohen Epithelzellen sitzen einer Basalmembran oder Tunica propria auf. Die Basalmembran stellt sich auf Azanpräparaten als dicke, deutlich blau gefärbte



Abb. 9. *Bombus terr.* Längsschnitt durch das Mitteldarmepithel, Regenerationskrypten mit Sekretvakuolen, Bildung der peritrophischen Membran. Vergr. 400mal.

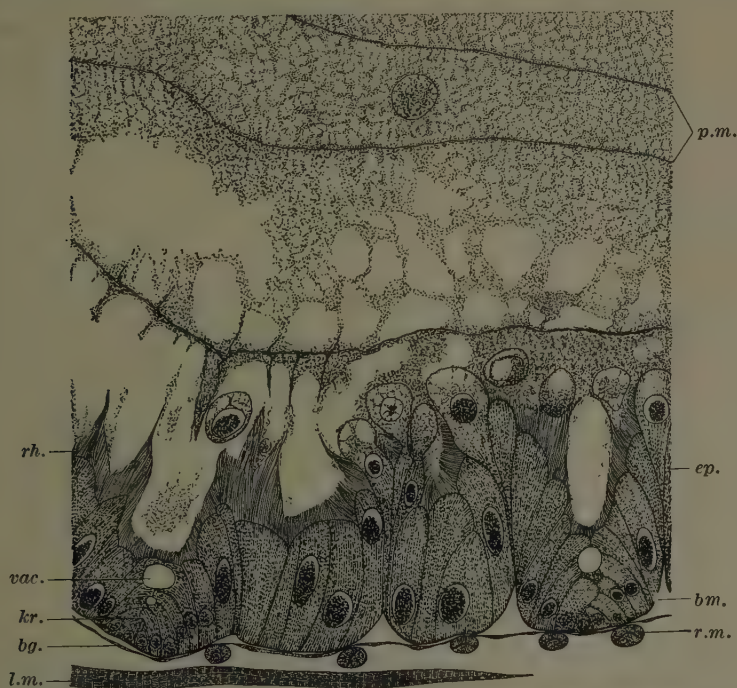


Abb. 10. *Apis mell.* Längsschnitt durch das Mitteldarmepithel, Regenerationskrypten mit Sekretvakuolen, Epithelzellen im Sekretionsstadium. Vergr. 400mal.

Linie dar (Abb. 9, 10, 11, 12). Das Epithel ist mehr oder weniger stark gefaltet (Abb. 4, 5 und 6). In den Faltentiefen liegen bei den meisten

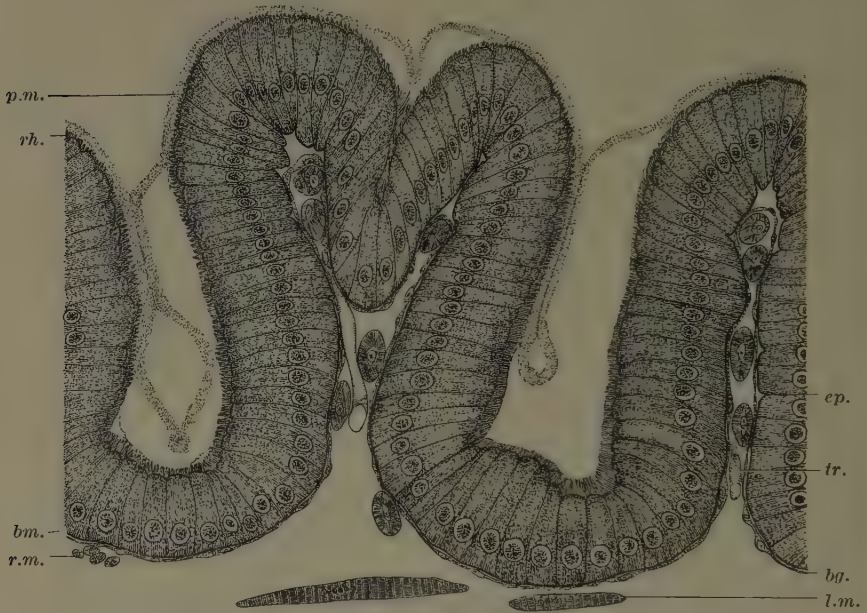


Abb. 11. *Vespa crabro*. Längsschnitt durch das Mitteldarmepithel, Bildung der peritrophischen Membran. Vergr. 400mal.

Arten Gruppen kleiner Zellen, die als Krypten bezeichnet werden (Abb. 9, 10, 14). Die kleinen Zellen sind Regenerationszellen, die zum Ersatz verbrauchter Epithelzellen angelegt sind. Grundsätzlich haben alle



Abb. 12. *Nomada melathoracica*. Längsschnitt durch das Mitteldarmepithel. Vergr. 500mal.

Mitteldarmepithelzellen gleichen Charakter, so daß das Epithel als homomorph bezeichnet werden kann. Das apikale Zellende der Mitteldarmepithelzellen trägt einen plasmatischen Belag, der nach dem Lumen zu

gestreifte Struktur aufweist. Dieses Rhabdorium beschreibt TRAPPMANN (1923) bei der Honigbiene als „eine Umwandlung der obersten Plasmazone; seine Stäbchen sind extrazelluläre alloplasmatische Zellorgane, die sich an die Wabenstruktur des Plasmas ansetzen“ (Abb. 9, 10, 11). Auf der Lumenseite kann das Rhabdorium von einer dünnen schleimigen Schicht bedeckt sein, die von TRAPPMANN (1923) als Grenzmembran bezeichnet wird. Diese Grenzmembran kann sich bei den verschiedenen Arten in mehr oder weniger rascher Folge von dem Mitteldarmepithel ablösen, mehrfach neu gebildet und wieder abgestoßen werden. Die Summe der einzelnen Hüllschichten wird als peritrophische Membran bezeichnet (Abb. 8, 9, 10, 11, 12, 13). Letztere umhüllt den Nahrungsbrei, der entweder aus Pollen und Honig oder aus fein zerkautem Material besteht.

Die Bindegewebsschicht, die das Epithel auf der Außenseite bedeckt, ist einschichtig. Sie besteht aus im Schnittbild spindelförmigen flachen Zellen (Abb. 9, 10, 11). In den Verdickungen liegen die Kerne. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Auf die Bindegewebsschicht folgt nach außen hin eine Ringmuskelschicht und eine Längsmuskelschicht, die beide deutliche Querstreifung erkennen lassen. Diese beiden Muskelschichten werden von den meisten Autoren geschildert (FRENZEL 1885, PETERSEN 1912, TRAPPMANN 1923, SNODGRASS 1925). WHITE (1918) beschreibt jedoch drei Muskelschichten, eine innere Längsmuskelschicht, eine Ring- und eine äußere Längsmuskelschicht. Diese Auffassung wurde auch von ARMBRUSTER (1930) übernommen. Ich konnte jedoch nur die erwähnten zwei Muskelschichten feststellen. WHITE (1918) berücksichtigt nicht die Bindegewebsschicht, so daß es denkbar ist, daß er die Bindegewebsschicht als Längsmuskelschicht angesehen hat. In den Falten des Epithels sind oft Tracheen im Schnitt getroffen (Abb. 9, 11). Ein Vordringen feinsten Tracheenendigungen bis zu den Darmwandzellen selbst habe ich nicht beobachten können.

Der im vorstehenden geschilderte Bau des Mitteldarms war für *Apis mell.* im wesentlichen bereits bekannt; ich habe den gleichen Bau auch bei den von mir untersuchten *Apiden* und *Vespiden* ermitteln können. Auf Einzelfragen wird in den folgenden Kapiteln eingegangen werden.

b) Bildung der peritrophischen Membran.

Über die Entstehung der peritrophischen Membran bei der Honigbiene ist eine umfangreiche Literatur vorhanden, die bei TRAPPMANN (1923), SNODGRASS (1925), WIGGLESWORTH (1930) und v. DEHN (1933) eingehend besprochen wird. Die beiden letztgenannten Autoren gehen auch auf andere Insekten ein. Doch herrscht über die Frage der Entstehung der peritrophischen Membran noch nicht völlige Übereinstimmung. Die ältere Meinung, die peritrophische Membran entstehe aus dem zum Vorderdarm gehörigen Ventilschlauch, kann als abgetan gelten. Allgemein wird jetzt die Auffassung vertreten, daß sie aus dem Mitteldarm entsteht. Es ist nun die Frage, ob sie nur von einem bestimmten Zellbezirk am Anfang des Mittel-

darms („Ringwall“) gebildet wird, oder ob sie auf der ganzen Länge des Mitteldarmes entsteht.

Die erste Auffassung wird von SWINGLE (1927) vertreten. Seine Untersuchungen erstrecken sich auf die Hummelart *Bremus pennsylvanicus*. „At the anterior end of the mid gut is a circular ring of cells which surround the base of the oesophageal valve and which secrete a thin membrane extending back into the gut. This is called the peritrophic membrane.“ Eine ähnliche Auffassung vertritt J. EVENIUS (1925). „Ihren Ursprung scheinen sie von der am Grunde des Ventilschlauches liegenden Zellpartie zu nehmen.“

WIGGLESWORTH (1930) nähert sich der zweiten Auffassung: „It must, therefore, be concluded that the peritrophic membrane of the honey — bee is of a two fold origin; a chitinous basis, itself composed probably of several concentric tubes, secreted at the anterior end of the mid gut; and a series of indefinite membranes which condense upon the outside of thus as it proceeds down the gut.“ Nach PAVLOVSKY und ZARIN (1922), TRAPPMANN (1923), SNODGRASS (1925) und v. DEHN (1933) wird die peritrophische Membran von dem gesamten Mitteldarmepithel gebildet. Doch nehmen diese Autoren einen mehr oder weniger unterschiedlichen Entstehungsmodus an. Nach PAVLOVSKY und ZARIN (1922) bildet sich die peritrophische Membran aus dem Rhabdorium. „The hairy band is covered by a cuticle (not chitinous together with the latter it is cast off into the cavity of the stomach in the form of a peritrophic layer.“ Nach TRAPPMANN (1923) sind die einzelnen Schichten der peritrophischen Membran die abgestoßenen Grenzmembranen des Rhabdioriums. SNODGRASS (1925) schließt sich im großen und ganzen TRAPPMANN an. „TRAPPMANN describes the formation of the peritrophic membrane of the bee in essentially this same manner, though he believes that the films represent only the ‘border membrane’ of the striated layer, apparently not noting that the layer may increase in thickness to a deep granular mass in which all appearance of striations is lost.“ Nach v. DEHN (1933) entsteht die peritrophische Membran direkt auf der Zelloberfläche der Mitteldarmzellen. Sie wird als Chitinmembran aufgefaßt. „Die Chitinmembran muß den Stäbchensaum ‚durchwandern‘, wenn sie abgeworfen wird.“ „.... „Der Stäbchensaum hat keine Bedeutung für die Entstehung der peritrophischen Membran.“

An dem genannten *Apiden*- und *Vespiden*-Material habe ich die Entstehung der peritrophischen Membran nachgeprüft. Es ergab sich, daß sie auf der ganzen Länge des Mitteldarmes gebildet wird. Am Vorderende des Mitteldarmes zwischen Ventilschlauch und Darmwand liegen die einzelnen Hüllschichten oft dicht aneinander. Da sie hier eingeeengt liegen, ist das Rhabdorium zwischen den Schichten noch nicht zerrissen, während analwärts die einzelnen Hüllen frei im Lumen hängen (vgl. Abb. 5 und die Darstellung TRAPPMANNs [1923] für *Apis mell.*). Aus derartigen Bildern schlossen vermutlich SWINGLE (1927), WIGGLESWORTH (1930) und wohl auch J. EVENIUS (1925), daß die peritrophische Membran an dem Ringwall entstände. Bei Untersuchung des gesamten Mitteldarmepithels ergibt sich jedoch, daß die einzelnen Hüllen von der gesamten Mitteldarmwand aus gebildet werden. Am analen Ende des Mitteldarmes werden die einzelnen Hüllen wieder zu einer kompakten Masse zusammengepreßt und schließen die durch den Mitteldarm gewanderten Nahrungsreste in mehrfacher Hüllschicht ein (Abb. 13).

Die zuletzt durch v. DEHN (1933) geäußerte Auffassung über die Entstehung der peritrophischen Membran muß ich insofern ablehnen, als die

peritrophische Membran nicht chitinös ist, wie in einem späteren Kapitel auseinandergesetzt werden wird. Die peritrophische Membran entsteht ferner nicht auf der Zelloberfläche. Daß eine dort gebildete Chitinmembran ein Rhabdorium durchwandert, ist kaum vorstellbar. Zwar sind bei *Apis mell.* oft Schnittbilder zu sehen, wie sie von TRAPPMANN (1923, Abb. 4) dargestellt werden, in denen mehrere Hüllschichten oder „Grenzmembranen“ dicht übereinanderliegen und noch durch Reste des Stäbchensaums verbunden sind. Doch lassen sich diese Bilder nicht auf Grund eines „Durchwanderns“ des Stäbchensaums erklären, sondern nur auf Grund der schnell aufeinanderfolgenden Bildung der einzelnen Hüllen, die mit dem Rhabdorium durch die nächstfolgenden Hüllen abgehoben werden. Es werden die einzelnen Hüllschichten schneller gebildet, als sie sich voneinander lostrennen. Bilder, wie sie durch v. DEHN (1933) über die Entstehung der peritrophischen Membran bei *Cloëon spec.* gegeben werden, habe ich nicht gefunden. Nach dieser Autorin soll eine Einzelschicht streckenweise direkt dem Epithel aufliegen, in dem darauffolgenden Teil das Rhabdorium durchwandern und schließlich frei aus dem Rhabdorium heraustreten. Die einzelnen Hüllschichten der peritrophischen Membran entstehen nach meinen Schnittbildern stets nach demselben Modus, und zwar aus dem Rhabdorium. Letzteres ist, wie bereits erwähnt, eine plasmatische Bildung der Epithelzellen. Aus seiner intensiven Blaufärbung in Azanpräparaten schließe ich, daß es stark mit Verdauungssekreten getränkt ist. Gegen das Lumen hin kann sich das Rhabdorium zu einer festeren gallertigen Hülle verdichten. Diese Verdichtung zu einer festeren Hüllschicht könnte als ein Gerinnungsprozeß aufgefaßt werden, da hier die alkalischen Mitteldarmsekrete mit dem sauren Mitteldarminhalt zusammenreffen. Faßt man die Stäbchen des Rhabdodiums mit TRAPPMANN als „extrazelluläre alloplasmatische Zellorgane“ auf, so kann man ihnen als einer belebten Substanz auch die Fähigkeit zusprechen, eine Grenzmembran zu bilden, sie abzustößen und wieder neu zu bilden.

Diese Hüllschichten können bei *Apis mell.* ziemlich scharfe Konturen haben, so daß sie TRAPPMANN als Grenzmembranen bezeichnet. ARM-BRUSTER (1930) zieht die Bezeichnung „Schleimhüllen“ vor, die auch meiner Ansicht nach wohl eine bessere Vorstellung von der Struktur der Hüllschichten gibt. Durch den Druck der ausgeschiedenen Sekrete hebt sich die Hüllschicht ab, das Rhabdorium zerreißt und bleibt teils an der Grenzmembran, teils am Epithel hängen (Abb. 9, 10). Die Abstoßung und Neubildung der peritrophischen Membran wiederholt sich öfters. Bei *Apis mell.* konnte ich feststellen, daß die Bildung der einzelnen Hüllen sich in besonders rascher Folge vollzieht. Die Zahl der gebildeten Hüllschichten nimmt bei *Apis mell.* mit dem Alter zu. Es werden also die einzelnen Hüllen schneller gebildet als sie abgestoßen und dem Enddarm zugeführt werden. v. DEHN (1933) gibt genauer an, wie die Zahl der

Hüllschichten von 3—4 bei eben schlüpfenden Bienen auf 10 bei 2—3 Tage alten Bienen zunimmt. Die Photographie des Schnittes durch den Mitteldarm einer 10 Tage alten Biene (Abb. 13) zeigt, daß noch bedeutend mehr Hüllschichten (über 20) vorhanden sein können.

Ich habe versucht, einen Einblick zu bekommen, wie schnell die Bildung der Einzelhüllschichten vor sich geht. Zu diesem Zweck wurden folgende Fütterungsversuche angestellt.

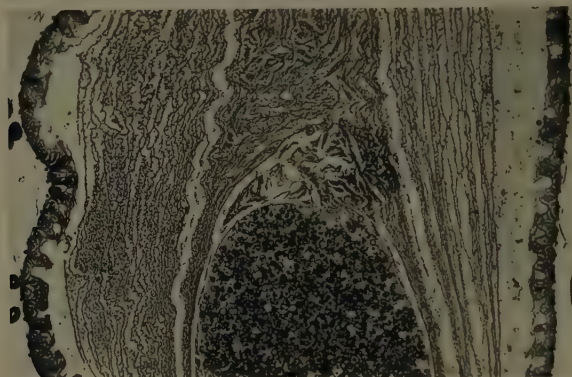


Abb. 13. Längsschnitt durch den Mitteldarm von *Apis mell.* Zehn Tage alte Arbeitsbiene. Nahrungsbrei, umgeben von zahlreichen Hüllschichten der peritrophischen Membran. Vergr. 50mal. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

Es wurde an ein kleines weiselloses Völkchen einen halben Tag lang ein Futterteig verfüttert, dem Tusche beigemischt war; dann wurden gezeichnete Bienen dieses Versuchsvölkchens verschieden lang ($\frac{1}{2}$ —2 Tage) einem anderen, ebenfalls weisellosen Völkchen beigegeben, dem ein Karminfutterteig gereicht war. Danach wurden die Versuchsbienen wieder mindestens einen halben Tag lang dem Tusche-Versuchsvölkchen zugegeben, ehe sie fixiert und ihr Darmtractus in Schnittserien untersucht wurde. Da es lediglich auf die Erhaltung der Farbstoffe ankam, fixierte ich mit absolutem Alkohol. So waren in der Kotblase sämtliche während der Fütterungszeit abgeschiedene Kotballen an der Tusche- bzw. Karminfärbung zu erkennen. Die zu diesen Versuchen herangezogenen Winterbienen, die bei warmer Aufstellung im Zimmer reichlich Nahrung aufnahmen, bildeten täglich durchschnittlich 2—3 Kotballen, die mit mehreren Hüllschichten umgeben waren.

Ein Kotballen, der jeweils durch die Verengung des Pylorus vom Nahrungsbreihalt des Mitteldarms abgeschnitten wird, entspricht nun nicht der Gesamtlänge bzw. einem feststehenden Bruchteil der Gesamtlänge des Mitteldarmes. So läßt sich eine genaue Zahl für die aufeinanderfolgende Bildung von Hüllschichten der peritrophischen Membran nicht angeben. Immerhin resultiert aus den Versuchen und den Schnittbildern einmal, daß jeweils mindestens soviel Hüllschichten neu gebildet wie verbraucht werden und daß die Bildung bei reger Verdauungstätigkeit rasch aufeinander folgt.

Ferner untersuchte ich, ob bei verschiedener Fütterung (Zuckerlösung mit und ohne Pollen, Honig mit und ohne Pollen) Zusammenhänge

zwischen Art der Nahrung und Bildung der peritrophischen Membran zu finden seien. Ich kam jedoch zu dem Ergebnis, daß bei verschiedenartiger Ernährung ein Unterschied in der Bildungsart der peritrophischen Membran nicht festzustellen ist. Bei eben geschlüpften Bienen fand ich nur wenige Einzelhüllen (ungefähr 5); mit dem Alter nahm die Zahl der Hüllschichten bis auf 20 und mehr zu (Abb. 13).

c) Substanz der peritrophischen Membran.

Die Frage der chemischen Zusammensetzung der peritrophischen Membran wurde zuletzt durch v. DEHN (1933) behandelt. Diese Autorin kommt in ihren Untersuchungen, die sich auch auf die *Hymenopteren* (*Apis*, *Bombus*, *Vespa*) erstrecken, zu dem Ergebnis, daß die peritrophische Membran aus Chitin besteht. Mit dieser Ansicht schließt sie sich CAMPBELL (1929) und WIGGLESWORTH (1930) an, die diese Auffassung zuerst vertreten haben. Nach den Angaben von PETERSEN (1912) und HUNKELER (1925) haben die peritrophischen Membranen schleimige oder gallertige Konsistenz und enthalten proteinartige Körper. PAVLOVSKY und ZARIN (1922) betonen, daß die peritrophischen Membranen nicht chitinös sind. Dieser Auffassung haben sich auch IMMS (1925) und WEBER (1933) angeschlossen.

Nach meinen Untersuchungen sind die peritrophischen Membranen Schleimhüllen, die in raschem Tempo von dem Mitteldarmepithel auf seiner ganzen Länge gebildet werden. Die gallertige Konsistenz ebenso wie die schnelle Bildung der peritrophischen Membranen spricht gegen eine Chitinnatur, ganz abgesehen davon, daß allgemein aus ontogenetischen Erwägungen dem Mitteldarm die Fähigkeit, Chitin zu bilden, abgesprochen werden muß. Im Schnittbild sind die peritrophischen Membranen deutlich von den chitinösen Auskleidungen des Vorder- und Enddarms und besonders von dem Chitintrichter zu unterscheiden.

CAMPBELL und v. DEHN erkennen ebenfalls die Entstehung der peritrophischen Membran aus dem Mitteldarm an. Sie stützen sich aber in ihrer Behauptung, die peritrophische Membran sei chitinös, auf einen chemischen Beweis. Es gilt also zu untersuchen, ob ein solcher Beweis einer Nachprüfung standhält. KOCH (1932) prüfte die verschiedenen Methoden des Chitinnachweises und kommt in seiner Arbeit, die von v. DEHN (1933) noch nicht berücksichtigt wird, zu dem Ergebnis, daß „für das zoologische Laboratorium zum Zweck des Chitinnachweises die Diaphanol-Chlorzinkprobe in erster Linie in Betracht kommt, da sie an Einfachheit und Zuverlässigkeit die anderen Verfahren übertrifft“. Es handelt sich hierbei um die Chlorzinkjodprobe, die von P. SCHULZE (1924) angegeben wird. Sie hat den Vorzug, daß hierbei das Chitin selbst identifiziert wird — im Gegensatz zu den Alkalimethoden (CAMPBELL), bei denen das Chitin zu Chitosan abgebaut wird und als solches nachgewiesen wird. Der Chlorzinkjodprobe geht eine Behandlung der Substanz mit Diaphanol voraus, um das Chitin von den Inkrusten zu befreien.

Zum Zwecke eigener Untersuchungen stellte ich die Chlorzinkjodlösung frisch her und prüfte, ob sie auf Chitin in der vorgeschriebenen Weise reagiert. Flügel von Hornissen wurden mehrere Tage lang mit Diaphanol vorbehandelt; dann stellte ich mit der frischen Lösung die Chlorzinkjodprobe an. Sie fiel deutlich positiv aus, ein Zeichen dafür, daß das Reagens und die Methode einwandfrei waren. Hierauf wurden mehrmals Teile des Vorderdarms und Enddarms von Bienen, Flügel von Hornissen und aus dem Mitteldarm herauspräparierte Stücke von peritrophischen

Membranen in einem Gefäß mit Diaphanol deinkrustiert. Dabei wurde so vorgegangen, daß die zu untersuchende Substanz aus stark verdünnter Essigsäure stufenweise in 50%ige Essigsäure gebracht wurde. Aus der Essigsäure kamen die Objekte 2—3 Tage in Diaphanol, das mehrmals gewechselt wurde. Die verschlossenen Untersuchungsgläschen standen im Halbdunkel. Nach dieser Behandlung mit Diaphanol wurde die Substanz in 50%ige Essigsäure und aus dieser stufenweise durch verdünnte Essigsäure und schließlich in Wasser gebracht. Zur Zerstörung evtl. noch vorhandenen Chlors diente eine Natriumbisulfatlösung, die dann wieder gut ausgewaschen wurde. Nachdem die Objekte 15 Minuten lang in Chlorzinkjodlösung gelegen hatten, kamen sie in destilliertes Wasser. Der Hornissenflügel, die chitinösen Auskleidungen des Vorder- und Enddarmes und besonders die dicken Chitinleisten des Ventilkopfes färbten sich deutlich violett, ergaben also die positive Chitinreaktion. Die peritrophischen Membranen zeigten jedoch keine Reaktion.

Aus dem positiven Ausfall der Chlorzinkjodprobe mit jenen Substanzen, die ohne jeden Zweifel Chitin enthielten, ist der Schluß zu ziehen, daß die Methode einwandfrei war. Der negative Ausfall der Reaktion bei der peritrophischen Membran, die gleichzeitig behandelt wurde, läßt den Schluß zu, daß sie *nicht* aus Chitin besteht.

Wenn CAMPBELL und v. DEHN einen positiven Ausfall der Chitosanreaktion erhielten, so ist dies vielleicht so zu erklären, daß das untersuchte Material zwar Chitin enthielt, daß dieses aber nicht vom Mitteldarm stammte. Vielleicht handelte es sich um Schichten der Intima des Ventilschlauches, die sich hier ablösen und als „zarthäutiger Chitintrichter noch eine Strecke in das Lumen des Mitteldarmes“ hineinragen (TRAPPMANN 1923). Ferner wurden die peritrophischen Membranen von *Bombus* untersucht. Die Chlorzinkjodprobe fiel hierbei ebenfalls negativ aus.

d) Verhalten der peritrophischen Membran gegenüber Farbstoffen.

Das Verhalten der peritrophischen Membran gegenüber Farbstoffen wurde durch MONTALENTI (1930) bei *Termiten* und durch v. DEHN (1933) bei *Apis mell.* und *Calliphora vomitoria* untersucht. Weiter wurden früher schon Fütterungen mit Farbstoffen, Indikatoren oder Eisensalzen durch PETERSEN (1912), STEUDEL (1913) und HUNKELER (1925) bei der Honigbiene angestellt, um entweder den Gang der Nahrung im Darm zu verfolgen, oder um über die Resorption in den einzelnen Darmteilen Aufschluß zu erhalten, oder um die Durchgangsgeschwindigkeit festzustellen.

Die Versuche, die nur im Hinblick auf die Durchlässigkeit der peritrophischen Membran angestellt wurden, hatten folgende Ergebnisse: MONTALENTI (1930) faßt die peritrophische Membran als ein Ultrafilter auf, das darüber entscheidet, was resorbiert wird. v. DEHN (1933) kommt zu dem Ergebnis, „daß die peritrophische Membran recht weitgehend durchlässig ist, und daß nur ganz besonders hochkolloidale Stoffe nicht durchtreten.“ v. DEHN (1933) fütterte einzelne Bienen mit einer konzentrierten wäßrigen Lösung des Farbstoffes, der Saccharose zugegeben wurde.

Meine Versuchsanordnung war folgendermaßen. Es wurde ein Futterteig hergestellt aus Bienenhonig, der mit wenig konzentrierter Farbstofflösung gefärbt war und mit Puderzucker zu einem festen Teig geknetet wurde. Dieser Futterteig wurde an weisellose Völkchen von 20—50 Bienen verfüttert. Ich zog diese Fütterung vor, weil auf diese Art der Farbstoff in verdünnter Form vorhanden ist und deshalb

nur geringe Giftwirkung besitzt; die Tiere können also längere Zeit hindurch andauernd gefüttert werden, so daß sie im Laufe der Zeit große Mengen Farbstoffe aufnehmen. Die Bienen lassen sich auf diese Weise 2—3 Wochen am Leben erhalten.

Verfüttert wurden Eosin, Neutralrot, Methylenblau, Methylviolett, Kongorot, ferner Ferrichlorid und Ferrum lacticum. Ich habe diese Farbstoffe gewählt, weil (Kongorot und die Eisensalze ausgenommen) v. DEHN angibt, daß sie durch die peritrophische Membran hindurchdringen, vom Mitteldarmepithel aufgenommen werden und in den Körper übertreten.

Präpariert man den Darm von Bienen, die 5—6 Tage lang mit dem Futterteig gefüttert waren, heraus, so ergibt sich folgendes Bild. Die Honigblase ist gefüllt mit einem Saft, der hellrosa, hellrot oder hellblau gefärbt ist. Bei Präparation des Mitteldarms ergibt sich, daß der Farbstoff innerhalb der peritrophischen Membran in konzentrierter Form vorhanden ist. Ferner ist die Kotblase gefüllt mit Kotballen, die den Farbstoff konzentriert enthalten. Aus diesem Befund schließe ich, daß der Mitteldarm Flüssigkeit resorbiert, daß der Farbstoff aber zurückgehalten wird. Ich möchte also der peritrophischen Membran hauptsächlich eine Filtertätigkeit zuschreiben.

Aus den Versuchen v. DEHNS mit kolloidalen Farbstoffen wie Trypanblau, Kongorot, Lithiumcarmin usw., die nach der Darstellung dieser Autorin zwar die peritrophische Membran durchdrangen, aber in der Darmwand nicht mehr nachzuweisen waren, läßt sich meines Erachtens auch auf eine Filterwirkung der peritrophischen Membran schließen. Nach Verfütterung von Futterteigen, die mit Eosin oder Neutralrot gefärbt waren, fand ich zwar auch wie v. DEHN den Farbstoff in der Darmwand und in der Körperflüssigkeit wieder. Jedoch war er im Mitteldarmlumen in bedeutend konzentrierterer Form anzutreffen. Bei einer Nachprüfung des v. DEHNSchen Versuches der Kongorotfütterung fand ich mehrere Hüllschichten der peritrophischen Membran damit getränkt, im übrigen aber den Farbstoff fast vollständig im Mitteldarmlumen zurückgehalten. Das in Form von Ferrichlorid und Ferrum lacticum in einem Futterteig gereichte Eisen wurde als „Berliner Blau“ (vgl. STEUDEL 1912) und als „Turnbullsblau“ (vgl. ROMEIS) auf Schnittpräparaten dargestellt. Es war auf der gesamten Länge des Mitteldarmes in den Epithelzellen vorhanden. Im Gegensatz zu v. DEHN (1932) konnte ich bei Verfütterung von Methylenblau und Methylviolett die Farbstoffe nicht im Epithel und im Körper nachweisen, sondern die Farbstoffe, welche den Honigblaseninhalt hellblau bzw. hellviolett färbten, waren im Mitteldarm eingedickt und innerhalb der peritrophischen Membran in konzentrierter Form zurückgehalten worden.

Aus diesen Versuchen schließe ich, daß die peritrophische Membran zwar in geringem Maße für einige Farbstoffe (Eosin, Neutralrot und Eisensalze) durchlässig ist; infolgedessen können diese Stoffe mit den Verdauungsstoffen aus dem Nahrungsbrei in das Epithel und in den

Körper eindringen; im übrigen muß man jedoch der peritrophischen Membran eine starke Filterwirkung zusprechen.

Über die Bedeutung der peritrophischen Membran ist zusammenfassend festzustellen, daß sie für Sekrete und Verdauungsstoffe permeable Schleimhüllen darstellt, die die Nahrung in mehrfacher Schicht umgeben. Das Epithel kommt mit dem Nahrungsbrei, der aus Pollenkörnern oder anderen scharfkantigen Substanzen bestehen kann, nicht in Berührung, so daß die Hüllen gleichsam eine Schutzeinrichtung für das Epithel bilden. Sie sind mit Verdauungsssekreten getränkt und verhindern ein rasches Abfließen derselben. Zudem ist ihnen noch eine Filtertätigkeit zuzuschreiben.

e) Sekretion.

PAVLOVSKY und ZARIN (1922), TRAPPMANN (1923) und SNODGRASS (1925) geben an, daß die Sekretion bei *Apis mell.* sowohl merokrin als auch holokrin ist. Es werden also sowohl einzelne Blasen als auch Zellbestandteile mit Kernen abgestoßen. SWINGLE (1927) schildert die Sekretion bei *Bremus pennsylvanicus* als holokrin.

Zur Sekretion im Mitteldarm ist meines Erachtens zu rechnen die schon geschilderte Bildung der peritrophischen Membran, das Abstoßen blasenförmiger Zellbestandteile oder ganzer Zellen aus dem Zellverband und eine Sekretbildung in den Regenerationskrypten. Die größte Sekretmenge scheidet meines Erachtens die Darmwand unter Bildung von Rhabdorien und Hüllschichten aus. Der Abschnürung von Zellen bzw. Zellbestandteilen kommt geringere Bedeutung zu.

Bei *Apis mell.* verlängern sich hierbei die Epithelzellen apikalwärts keulenförmig; sie enthalten in ihrem verdickten Ende Vakuolen oder Sekretgranula und sind in den verschiedensten Stadien der Abschnürung zu beobachten (Abb. 10). Ab und zu läßt sich feststellen, daß die Kerne sich in das verlängerte apikale Ende verlagern und dann mit der abgelösten Zelle sich aus dem Zellverband lösen. Die abgeschnürten Teile sind vereinzelt zwischen den Hüllschichten der peritrophischen Membran zu finden, und zwar liegen zwischen jeder Hüllschicht derartige Zellreste. Man findet sie in allen Stadien der Auflösung. Die frisch abgestoßenen Zellen sind bei Azanfärbung rötlich gefärbt, die früher abgestoßenen Zellen färben sich wie der Darminhalt blau. Gleichzeitig merokrin und holokrin habe ich die Sekretion gefunden bei *Apis mell.*, *Bombus*, *Coelioxys*, *Anthophora*, *Anthidium*, *Megachile*, *Heriades*. Diese Formen besitzen Regenerationskrypten (Abb. 9, 10, 14), die später näher zu beschreiben sind. Nur merokrin ist die Sekretion bei *Vespa*, *Polistes* und *Nomada*, die keine Regenerationskrypten besitzen (Abb. 8, 11). Es sind bei diesen Formen nicht derartig verlängerte keulenförmige Epithelzellen zu finden, wie sie beim Sekretionsstadium von *Apis mell.* beschrieben wurden. Die Epithelzellen, die sich im Sekretionsstadium befinden, bilden an ihrem apikalen Ende runde, vakuolenreiche Bläschen, die durch das Rhabdorium dringen und schließlich abgestoßen werden. Es wird dabei

nicht in jenem großen Maße Zellsubstanz abgestoßen, wie dies bei *Apis mell.* zu beobachten ist.

Nach TRAPPMANN (1923) „sieht man nach Ausbildung von 6—8 Einzelhüllen der peritrophischen Membran den Darm regelmäßig in das Sekretionsstadium eintreten“. Nach PAVLOVSKY und ZARIN (1922) sollen sich die einzelnen Sekretionsarten ebenfalls nacheinander vollziehen.

Ich nehme an, daß alle Arten der Sekretion gleichzeitig nebeneinander erfolgen. Denn zwischen jeder einzelnen Hüllschicht der peritrophischen Membran fand ich immer abgestoßene Zellteile, und während eine Grenzmembran auf dem Rhabdorium ausgebildet ist, liegen darunter Zellen in den verschiedensten Stadien der Abschnürung. Ich habe also die verschiedenen Arten der Sekretion nicht so, wie TRAPPMANN (1923) dies beschreibt, in aufeinanderfolgenden Stadien der Membranbildung (wobei 6 bis 8 Einzelhüllen gebildet werden) und darauffolgender Zellsekretion, sondern mehr gleichzeitig auftretend gefunden. Während also durch das Rhabdorium oder durch die Hüllschichten der peritrophischen Membran andauernd Sekrete dem Mitteldarm zugeführt werden, vollzieht sich gleichzeitig die merokrine und holokrine Sekretion, und, soweit Krypten vorhanden sind, liefern die kleinen Regenerationszellen Sekrete, die sich in interzellularen Vakuolen sammeln und aus ihnen in den Mitteldarm gelangen.

f) Regenerationskrypten und Epithelregeneration.

Die Regeneration der bei der holokrinen Sekretion sich aus dem Epithel lösenden Zellen geschieht aus Nestern kleiner, undifferenzierter, noch teilbarer Zellen. TRAPPMANN (1923) bezeichnet die Anlagen der Regenerationszellen bei *Apis mell.* als Regenerationsknospen; EVENTUS (1925) nennt sie Krypten. Dieser Bezeichnung schließe ich mich an.

In erster Linie dienen sie der Regeneration. Dies hat bereits RENGEL (1898) für *Hydrophiliden* und PETERSEN (1912), STEUDEL (1913), LOELE (1914), KOEHLER (1921), ZANDER (1922) sowie TRAPPMANN (1923) für *Apis mell.* angegeben. Den Krypten schreibt FRENZEL (1885) bei *Hydrophilus*, *Melolontha*, *Apis* u. a. sowie DEEGENER (1928) bei *Dytiscus* auch gleichzeitig Drüsenfunktion zu.

Von den *Hydrophiliden* ist nach den Untersuchungen von RENGEL (1898) bekannt, daß ganze Epithelien vom Mitteldarm periodisch (unter Umständen alle 36 Stunden) abgestoßen werden. In geringerem Ausmaß scheint dies nach DEEGENER (1928) auch bei *Dytiscus* der Fall zu sein: „Es werden nur isolierte Zellen oder kleine Epithelfetzen ausgestoßen“. KOEHLER (1921) glaubt, daß bei *Apis mell.* sich die Epithelzellen als geschlossene Schicht lösen können. Auch PETERSEN (1912) spricht von einer Abstoßung von Epithelien. Doch wird diese Behauptung bereits von J. und CHR. EVENTUS (1925) zurückgewiesen. Zwischen den Hüllen der peritrophischen Membran finden sich immer nur einzelne abgestoßene Zellreste mit Kernen. Die Regeneration erfolgt durch einen allmählichen Nachschub aus den Regenerationskrypten. Kernteilungen wurden bis jetzt in den Regenerationskrypten nur sehr wenige gefunden. FRENZEL (1885), PETERSEN (1912), LOELE (1914) sowie PAVLOVSKY und ZARIN (1922) betonen, daß sie keine Mitosen gefunden haben. Nach Angabe der letztgenannten beiden Autoren fand jedoch NASONOV (1899) Mitosen in den Krypten von *Apis mell.*

J. und CHR. EVENIUS (1925) haben Hunderte von Krypten untersucht und konnten eindeutig zwei Mitosen feststellen. Ich fand bei Untersuchung sehr vieler Krypten eine Mitose (Abb. 14). Es handelt sich um eine zwei Tage alte Arbeitsbiene. Daß man die Mitosen so selten findet, kann an der Kleinheit des Objektes liegen. Wahrscheinlich erfolgen aber bei der Imago Kernteilungen sehr selten. Nach ARM-BRUSTER (1930) sind die Krypten „gewiß Regenerationsknospen, aber im allgemeinen mehr Ruheknospen, deren Haupttätigkeit schon ziemliche

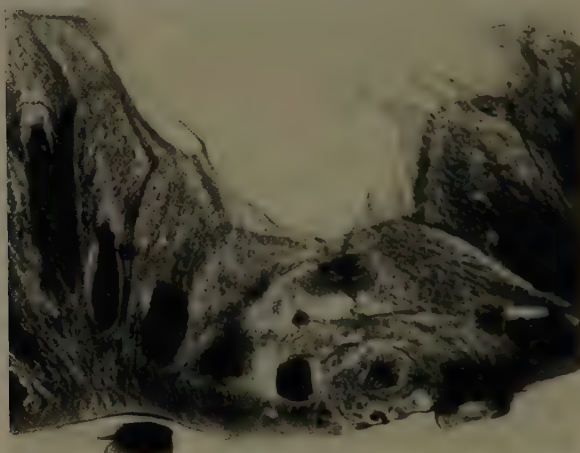


Abb. 14. Regenerationskrypte mit Mitose aus dem Mitteldarm einer zwei Tage alten Arbeitsbiene. Vergr. 1000mal, Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

Zeit zurückliegt, nämlich bei der Darmerneuerung bei der Metamorphose.“

Die Krypten junger Bienen enthalten viele kleine Zellen; das Epithel älterer Bienen läßt erkennen, daß die Krypten mehr entfaltet sind. Die Epithelregeneration scheint also in der Weise vor sich zu gehen, daß aus den Krypten, wo viele kleine Regenerationszellen angelegt sind, durch einfache Zellvergrößerung ein Nachschub von Ersatzzellen erfolgt, ohne daß in den Krypten viele Kernteilungen zu erfolgen brauchen.

PAVLOVSKY und ZARIN (1922) vermuteten, daß die Regenerationskrypten auch Sekrete liefern. J. und CHR. EVENIUS (1925) lehnen diese Annahme ab.

Bei Anwendung der Azanfärbung konnte ich in den Krypten deutlich blau gefärbte Sekretvakuolen feststellen. Aus Serienschnitten ergab sich, daß die Vakuolen interzellulär liegen. In einer Krypte liegt gewöhnlich nach dem Mitteldarmlumen zu eine größere Vakuole und darunter eine bis zwei kleinere Vakuolen (Abb. 9, 10). Sie erscheinen mir vollkommen homolog jenen Vakuolen, die nach RUNGIUS (1911) in den Krypten von *Dytiscus* vorliegen. Das Vorhandensein der Sekretvakuolen ist dadurch zu erklären, daß die kleinen Zellen in den Krypten auch schon

Sekrete liefern, die sie an ihrem apikalen Ende ausscheiden. Diese Sekrete schaffen sich einen interzellularen Raum. Durch interzelluläre Diffusion und durch Entfaltung der Krypten gelangen sie in den Darm. Ich muß betonen, daß ich diese Vakuolen erst bei Anwendung der Azanfärbung feststellte, während ich sie bei den vorher angewandten Färbungen mit DELAFIELDS und HEIDENHAINs Hämatoxylin nicht erkennen konnte.

Die eben beschriebenen Krypten sind deutlich ausgebildet bei *Bombus* und *Apis* (Abb. 9, 10). Ich habe sie ferner festgestellt bei *Anthidium*, *Megachile*, *Anthophora*, *Coelioxys*, *Philanthus*. Gering ausgebildet sind sie bei *Osmia* und *Heriades*. Loele (1914) stellte bereits fest, daß bei *Vespiden* das Mitteldarmepithel bedeutend einfacher gebaut ist, und daß hier keine Krypten vorhanden sind, sondern höchstens vereinzelte Regenerationszellen. Bei der Sekretion hat er niemals Abstoßung von Kernen beobachtet. Ich bin bei meinen Untersuchungen immer auf folgende Zusammenhänge gestoßen. Bei jenen Arten, wo die Krypten deutlich ausgebildet sind, herrscht mehr oder weniger stark holokrine Sekretion vor. Hingegen ist das Epithel bei *Vespa*, *Polistes* und *Nomada* aus vollkommen gleichmäßig angeordneten Zellen aufgebaut. Krypten sind hier nicht ausgebildet. Bei *Vespa crabro* fanden sich nur sehr vereinzelt kleinere Regenerationsherde, die jedoch mit denen von *Apis* und *Bombus* nicht zu vergleichen sind. Die Sekretion war in diesen Fällen ausschließlich merokrin.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Krypten hauptsächlich der Regeneration dienen. Sie sind bei jenen Arten besonders deutlich ausgebildet, bei denen sich während der Sekretion ganze Zellen aus dem Epithel lösen. Mitosen finden in den Krypten sehr selten statt. Die Nachschaffung der bei der Sekretion abgestoßenen Zellen erfolgt mehr durch einen Nachschub der aus den Krypten heranwachsenden Reservezellen. Daneben liefern die Regenerationszellen Sekrete, die sich in Zellzwischenräumen sammeln und interzelluläre Sekretvakuolen bilden.

g) MALPIGHISCHE Gefäße.

Die MALPIGHISCHEN Gefäße wurden früher allgemein als Ausstülpungen des Enddarms aufgefaßt (vgl. DEGENER 1928). Dagegen hält WEBER (1933) die Frage, ob die MALPIGHISCHEN Gefäße dem Mitteldarm oder dem Enddarm angehören, vorläufig nicht für entschieden. Nach SNODGRASS (1925) gehören die MALPIGHISCHEN Gefäße von *Apis mell.* zum Enddarm. TRAPPMANN (1923) faßt sie jedoch als Anhänge des Mitteldarms auf. Die Frage, ob die MALPIGHISCHEN Gefäße von *Apis mell.* ektodermaler oder entodermaler Herkunft sind, scheint noch nicht endgültig geklärt zu sein (ÄRMERUSTER 1930).

SNODGRASS (1925) nimmt für die MALPIGHISCHEN Gefäße ektodermale Herkunft an. Er stellt jedoch fest, daß sie nicht Auswüchse des vorderen Teils des Dünndarms sind. Über ihre Entstehung bei *Apis mell.* sagt er: „... those of the honeybee larva, as shown by NELSON (1917), are not connected with the intestine and are closed at their basal ends. The connection of the tubules is established with the intestine, according to NELSON, at the time of the union of the ventriculus with the intestine.“

ARMBRUSTER (1930) gibt folgendes an: „Die wesentlich zahlreicheren (80—100) imaginalen MALPIGHISCHEN Gefäße sind nach TRAPPMANN entodermaler Herkunft.“

Die Entwicklung der MALPIGHISCHEN Gefäße habe ich nicht untersucht. Ich komme jedoch auf Grund meiner Untersuchung der imaginalen MALPIGHISCHEN Gefäße in Übereinstimmung mit TRAPPMANN zu dem Schluß, daß sie Anhänge des Mitteldarms sind. Sie stimmen histologisch weitgehend mit dem Mitteldarm überein. Erst hinter ihrer Einmündung beginnt der Dünndarm mit der Valvula pylorica, die eine chitinöse Auskleidung besitzt.

Im Gegensatz zu SNODGRASS (1925), der eine Intima (internal cuticular intima) als innere Auskleidung der MALPIGHISCHEN Gefäße beschreibt, konnte ich bei allen untersuchten Arten feststellen, daß die Epithelzellen ein Rhabdorium tragen, wie dies bereits von TRAPPMANN (1923) für *Apis mell.* angegeben wird. Dies schließt ebenso wie im Mitteldarm das Vorhandensein einer Cuticula ektodermaler Herkunft, die chitinös sein müßte, aus. Die imaginalen MALPIGHISCHEN Gefäße scheinen also entodermaler Herkunft zu sein. Auf der Außenseite sind die MALPIGHISCHEN Gefäße von einer bindegewebeartigen Hülle (Peritonealhülle) bedeckt, der Muskelfibrillen aufgelagert sind. SNODGRASS (1925) konnte diese Muskelfibrillen, die bereits von TRAPPMANN (1923) für *Apis mell.* beschrieben werden, nicht feststellen. Ich habe sie jedoch mit Hilfe der Azanfärbung an meinen Schnittpreparaten bei sämtlichen *Apiden* und *Vespiden* deutlich gesehen. Diese Muskelfibrillen treten wohl bei der Entleerung der MALPIGHISCHEN Gefäße (vgl. RUNGIUS 1911 und TRAPPMANN 1923) in Tätigkeit. Die exkretorische Funktion der MALPIGHISCHEN Gefäße wird bereits von TRAPPMANN (1923) für *Apis mell.* eingehend beschrieben. SNODGRASS (1925) lehnt die von TRAPPMANN festgestellte Art der Exkretion ab: „This form of excretion is not usual in glandular organs derived from the ectoderm.“

Auf den Schnitten durch die MALPIGHISCHEN Gefäße der von mir untersuchten *Apiden* und *Vespiden* fand ich einen mit *Apis mell.* übereinstimmenden Bau und ähnliche Exkretionsstadien, wie sie von TRAPPMANN beschrieben werden. Allerdings war die Bildung von Vakuolen und die Abschnürung von Zellteilen nicht so ausgeprägt, wie dies auf Abb. 5 bei TRAPPMANN dargestellt ist. Im Ruhestadium und im Stadium schwacher Exkretion tragen die Epithelzellen ein Rhabdorium. Bei stärkerer Exkretion bilden sich am apikalen Zellende Vakuolen und Blasen, die das Rhabdorium durchdringen, sich abschnüren und ihren Inhalt in das Lumen entleeren. Während im Mitteldarm das Rhabdorium Schleimhüllen ausbildet, welche die abgeschiedenen Sekrete aufsaugen, sind derartige Gebilde in den MALPIGHISCHEN Gefäßen nicht vorhanden. Ich habe bereits die Ähnlichkeit im Aufbau der Wandungen der MALPIGHISCHEN Kanäle mit dem der Mitteldarmwand betont. Offenbar fußt die ablehnende Einstellung von SNODGRASS gegenüber TRAPPMANN auf der

irrigen Voraussetzung, daß in den MALPIGHISCHEN Gefäßen als ektodermalen Bildungen eine „cuticulare Intima“ diese Art der Exkretion nicht zuließe. Eine derartige Intima ist, wie ich auch für alle anderen untersuchten *Apiden* und *Vespiden* festgestellt habe, nicht vorhanden. Da Schleimhüllen auf den Rhabdorien der MALPIGHISCHEN Gefäße nicht ausgebildet werden, so können sich die Absonderungen der Wandzellen unmittelbar in den Dünndarm und von dort aus in das Rectum entleeren. Im Mitteldarm hindert die Ausbildung der zahlreichen Hüllschichten der peritrophischen Membran ein zu rasches Abwandern der ausgeschiedenen Verdauungssekrete mit dem durchwandernden Nahrungsbrei.

3. Der Enddarm.

a) Dünndarm.

Der Dünndarm beginnt mit einem ringartigen Wulst, dem „Pylorus“. Dieser baut sich aus hohen Epithelzellen auf, die eine dicke Intima tragen. Die Intima besitzt kräftige, analwärts gerichtete Chitinhaken.

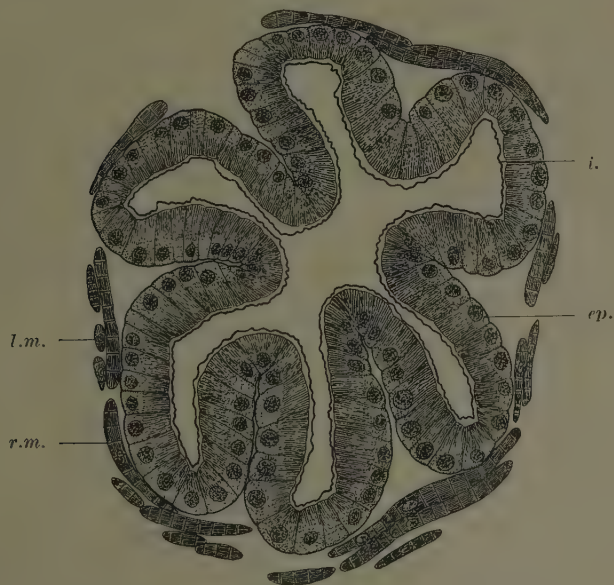


Abb. 15. *Anthidium manicatum*. Querschnitt durch den Dünndarm. Vergr. 250mal.

Auf der Außenseite liegt dem Pylorus eine stärkere Ringmuskulatur auf. Dadurch stellt er einen Apparat dar, der die Verdauungsrückstände, die den Mitteldarm verlassen, und die von den peritrophischen Hüllschichten umgeben sind, in einzelne kleinere Kotballen zerlegt. Bei sämtlichen von mir untersuchten Arten hatte der Pylorus die gleiche Ausbildung, wie sie TRAPPMANN (1923) für *Apis mell.* schildert. Im übrigen baut sich

der Dünndarm aus kubischen Zellen auf. Diese Zellen zeigen in ihrem basalen Teil granulierte körnige Plasmastruktur, die am apikalen Zellende in streifige Struktur übergeht. Auf der Innenseite liegt auch hier eine dicke Chitinintima. Auf der Außenseite ist der Dünndarm von Ring- und Längsmuskulatur umgeben.

Nach PAVLOVSKY und ZARIN werden Fermente im Dünndarm nicht gebildet. Aus der Streifenstruktur des Plasmas könnte auf eine resorbierende Funktion geschlossen werden. Die Länge des Dünndarms ist im Verhältnis zu der der anderen Darmabschnitte so beträchtlich (denn bei *Apis mell.* ist er ungefähr halb, bei *Bombus* ungefähr ebenso lang wie der Mitteldarm), daß man ihn schwerlich nur als ein Zuleitungsrohr zur Kotblase auffassen kann. Die Länge des Dünndarms im Verein mit der Streifenstruktur im Plasma der Epithelzellen spricht vielmehr dafür, daß in diesem Darmabschnitt noch resorbiert wird. Die Ausbildung einer Chitinintima spricht nicht gegen diese Auffassung. EIDMANN (1922) stellte fest, daß dünne Chitinmembranen osmotische Vorgänge nicht verhindern. Bei Fütterung von Bienen mit Eisensalzen konnte auch ich Eisen in den Epithelzellen des Dünndarms nachweisen, was dafür spricht, daß die Chitinintima durchlässig ist.

Am Übergang des Dünndarms in das Rectum werden die hohen Epithelzellen allmählich flacher und gehen in das dünne Kotblasenepithel über. Ein besonderer Verschlußapparat ist hier nicht ausgebildet.

b) Rectum.

Das Rectum oder die Kotblase ist eine sackförmige Erweiterung des letzten Darmabschnittes. Die Wand ist stark gefaltet und die Kotblase



Abb. 16. *Vespa crabro*. Querschnitt durch das Rectum in Höhe der Rectalpapillen.
Vergr. 40mal.

dadurch sehr erweiterungsfähig. Das Epithel baut sich aus sehr dünnen flachen Zellen auf, die von einer Intima bedeckt sind; es entspricht also

in seinem Aufbau dem Epithel des Kropfes. Auf der Außenseite liegt eine Ringmuskelschicht und darauf eine Längsmuskelschicht. Der Inhalt der Kotblase besteht aus den einzelnen Kotbällchen, die von den Hüllschichten der peritrophischen Membran umgeben sind. Diese Angaben treffen für sämtliche von mir untersuchten Arten zu. Am Rectum fallen sechs langgestreckte oder rundliche Wülste der Kotblasenwand auf, die als Rectalpapillen bezeichnet werden. Auf Ausnahmefälle, in denen die Papillen fehlen, wird im nächsten Kapitel eingegangen. Das sehr flache Kotblasenepithel läßt eine Resorptionstätigkeit nicht vermuten. Dagegen lassen die hohen Epithelzellen der Rectalpapillen irgendwelche Stoffwechselvorgänge erwarten.

c) Rectalpapillen.

Bei den Insekten werden die am Rectum befindlichen wulstartigen Gebilde der Rectumwand als „Rectaldrüsen“ bezeichnet. Da aber die Drüsennatur dieser Organe bislang nicht eindeutig bewiesen ist, gebrauche



Abb. 17. Rectalpapille von *Anthidium manicatum*. Längsschnitt. Vergr. 450mal. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

ich im Anschluß an WEBER (1933) die Bezeichnung Rectalpapillen. Soweit aber im folgenden Literatur herangezogen wird, benutze ich auch die Bezeichnung Rectaldrüsen, wenn die betreffenden Autoren diesen Namen anwenden.

Nach den Untersuchungen von TONKOV (1923 und 1925) kommen die Rectalpapillen bei den meisten Insektenordnungen vor, so bei den *Orthopteren*, *Dipteren*, *Lepidopteren* und *Hymenopteren*. Sie fehlen „bei den *Coleopteren* und wahrscheinlich bei den Wanzen“. Betreffs der *Hymenopteren* ist noch die Feststellung von LOELE (1914) und TONKOV (1925) zu erwähnen, daß die Hummeln keine Rectalpapillen besitzen. Unter den *Dipteren* konnte ENGEL (1924) eine Gattung (*Clinocera*) feststellen, in der die Papillen gänzlich fehlen.

Die Rectalpapillen kommen meistens in der Sechszahl vor. Jedoch machen die *Zygopteren* mit drei Rectalpapillen eine Ausnahme (TONKOV). Nach ENGEL (1924)

gibt es bei den *Dipteren* sowohl Arten mit 4 als auch solche mit 6 Rectalpapillen, die sich dann bei beiden Geschlechtern finden. Doch gibt es auch Arten, bei denen sich Männchen und Weibchen in der Zahl der Rectalpapillen unterscheiden. Bei *Culex pipiens* und *Atherix ibis* haben die Männchen 6, die Weibchen nur 4 Rectalpapillen.

In der Ordnung der *Hymenopteren* war bis jetzt das Vorkommen der Rectalpapillen bei einigen Gattungen (*Apis*, *Vespa*, *Formica*, *Lasius*, *Sphecodes*, *Cimbex*) und das Fehlen der Rectalpapillen bei *Bombus* festgestellt. Es galt also festzustellen, wie weit die Rectalpapillen bei den daraufhin noch nicht untersuchten Arten überhaupt vorhanden sind, und gegebenenfalls ihre Anordnung am Rectum und ihre Histologie zu untersuchen. Bei folgenden Arten ließen sich Rectalpapillen nachweisen:

Heriades fuliginosus und *truncorum*. — *Prosopis* (mehrere Arten). — *Anthidium manicatum*. — *Megachile ericetorum*. — *Anthophora crinipes*. — *Osmia maritima*. — *Coelioxys conoidea*. — *Philanthus triangulum*. — *Polistes gallica*.

Die Rectalpapillen waren hier immer in der Sechszahl vorhanden.

Die Rectalpapillen fehlten bei *Nomada melathoracica*. Ferner konnte die Feststellung von Loele bestätigt werden, daß die Hummeln keine Rectalpapillen haben.

Bei meinem Material handelte es sich meist um Weibchen. Bei *Anthidium*, *Apis*, *Bombus* und *Vespa* wurden auch Männchen untersucht. Es scheinen also die Rectalpapillen, soweit sie bei den *Apiden* und *Vespiden* vorkommen, bei Männchen und Weibchen in der Sechszahl vorhanden zu sein.

Über die Anordnung der Rectalpapillen am Rectum von *Apis mell.* existieren bereits zahlreiche Abbildungen. Die Rectalpapillen sind bei dieser Species und den verwandten Formen langgestreckt und liegen auf gleicher Höhe. Eine etwas andere Form und Anordnung haben die Rectalpapillen bei *Anthidium manicatum*. Sie sind annähernd kreisrund und liegen in zwei Reihen zu je drei, wobei sich abwechselnd die eine höher, die andere tiefer befindet. Das gleiche gilt für *Prosopis*, *Heriades* und *Philanthus*.

Sehr langgestreckt sind die Rectalpapillen bei den Wespen. CHR. EVENIUS (1933) gibt für die Länge der Rectalpapillen bei *Vespa vulgaris* $\frac{2}{3}$ der Rectumlänge an. Das gleiche konnte für *Vespa germanica* festgestellt werden. Bei *Vespa crabro* sind die Rectalpapillen ebenfalls langgestreckt. Sie nehmen jedoch nur ein Viertel der Rectumlänge ein.

Nach TONKOV (1923 und 1925) können die Rectalpapillen einwandig oder zweiwandig sein. Bei den einwandigen werden einfache und zottenförmige unterschieden. Die zweiwandigen Rectalpapillen sind entweder kompakt, oder sie weisen ein umschlossenes Lumen auf.

Während TONKOV (1925) und im Anschluß an sie WEBER (1933) die Rectalpapillen der Wespen unter den kompakten Rectalpapillen ein-

ordnen, konnte CHR. EVENIUS (1933) für *Vespa vulgaris* zeigen, daß hier die Rectalpapillen Hohlpapillen sind. Dasselbe gilt, wie ich feststellte, für *Hornissen* (Abb. 16, 19) und *Polistes*.

Über die Bedeutung der Rectalpapillen sind in der Literatur die verschiedensten Auffassungen vertreten. SWAMMERDAM (1752) und CHUN (1875) nannten die Rectalpapillen „Rectaldrüsen“ und schrieben ihnen Drüsenfunktion zu. Eine derartige Funktion wird ebenfalls von PETERSEN (1912) und TRAPPMANN (1923) angenommen. Jedoch blieb die Bedeutung des vermeintlichen Sekretes ungeklärt. Infolgedessen sagt bereits STEUDEL (1913) über die Rectaldrüsen, daß „ihre sekretive Funktion noch von niemand bewiesen wurde“. PAVLOVSKY und ZARIN (1922) sprechen den Rectaldrüsen hauptsächlich eine absorbierende Fähigkeit zu. Während der Winterruhe soll gleichzeitig ein Ferment „Katalase“ in den Rectaldrüsen gebildet werden. ARMBRUSTER (1930) glaubt, „daß dies Ferment auch von dem bunt gemischten und vielfach umgesetzten Inhalt der Kotblase herstammen könnte“. Er erachtet die Angaben von PAVLOVSKY und ZARIN der Nachprüfung für bedürftig. Nach ENGEL (1924) zerstören die Rectalpapillen der *Dipteren*, die Chitinzähne besitzen, auf mechanischem Wege die peritrophischen Membranen. Ferner soll durch das Epithel der Papillen Kohlensäure aus dem Blut entfernt werden. TONKOV (1923 und 1925) hält die Frage nach der Bedeutung der Rectaldrüsen nicht für entschieden. Auf Grund rein morphologischer Daten nimmt die Autorin an, daß sie als sekretorische Organe funktionieren. Sie glaubt, daß sie nicht bei allen Insekten die gleiche physiologische Bedeutung besitzen. WIGGLESWORTH (1933) hat die sog. Rectaldrüsen unter einem neuen Gesichtspunkte betrachtet und kommt zu folgender Theorie: „It is suggested that the rectal glands and rectal epithelium of insects reabsorb water from the excrement before it is discharged, and thus play an important part in waterconservation.“

WEBER (1933) hält die Auffassung von WIGGLESWORTH über die Rectalpapillen für am besten begründet.

Ich habe zunächst nachgeprüft, ob man aus dem Vorkommen oder Fehlen der Rectalpapillen Schlüsse auf ihre Bedeutung ziehen könnte. Mit der Art der Ernährung läßt sich keine Beziehung feststellen. Denn sie kommen vor bei Arten, die Pollen und Nektar fressen, wie auch bei solchen, die daneben Fleischnahrung verzehren. Die entsprechende Festsetzung macht auch ENGEL bei den *Dipteren*. Mit dem Geschlecht oder mit dem Staatenleben lassen sich die Rectalpapillen ebensowenig in Beziehung bringen. Sie kommen bei Männchen und Weibchen vor und werden bei solitären wie bei staatenbildenden *Apiden* gefunden. Sie können letzteren aber auch fehlen, wie das Beispiel von *Bombus* zeigt. Ferner sind sie bei solitären *Vespiden* (*Polistes*) und staatenbildenden *Vespiden* (*Vespa*) vorhanden. Sie kommen bei schmarotzenden Bienen vor, d. h. solchen, die ihre Eier in fremde Nester legen, z. B. *Coelioxys*, sie können aber solchen Formen auch fehlen (z. B. *Nomada*).

Eine Erklärung für das Vorkommen oder Fehlen der Rectalpapillen läßt sich nach meiner Ansicht am besten auf Grund einer phylogenetischen Betrachtung finden.

FRIESE (1922) hat versucht, bei den *Apiden* unter Berücksichtigung verschiedener Gesichtspunkte die phylogenetischen Zusammenhänge zu klären. Er zieht einen Stammbaum heran, den TOSI (1895/96) auf Grund vergleichend-morphologischer Untersuchungen der Valvula cardiaca der *Apiden* aufgestellt hat. Hier

bilden *Nomada* und *Bombus* die Endglieder zweier verschiedener Stämme; auffallend ist, daß diesen beiden auch die Rectalpapillen fehlen. Über *Nomada* wäre noch zu sagen, daß sich ihre Verbreitung, mit Ausnahme von Australien, über die



Abb. 18. Rectalpapille von *Apis mell.* Längsschnitt. Vergr. 500mal. Verzweigung einer Tracheole im Innenepithel. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

ganze Welt erstreckt. FRIESE sagt, daß *Nomada* sicher erst eine spätere Erscheinung in der Bienenwelt ist.

Auf Grund meiner Untersuchung des Vorderdarms von *Bombus* kann ich TOSI beistimmen, daß bei *Bombus* die Valvula cardiaca kompli-



Abb. 19. Rectalpapille von *Vespa crabro*. Querschnitt, Vergr. 200mal. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

zierter und weiter entwickelt als bei *Apis* ist, und daß *Bombus* demgemäß im Stammbaum über *Apis* eingeordnet wird. Hieran ändert nichts, daß bei Gliederung des Stammbaumes nach anderen Gesichtspunkten (Staatenleben, Sammelapparat, Flügelgeäder) *Apis* über *Bombus* steht. Ähnlich sieht auch ENGEL seine Ergebnisse bei den Dipteren unter einem phylogenetischen Gesichtspunkt: „Die Anzahl der Rectalpapillen schwankt

zwischen vier und sechs, und zwar kommt die höhere Zahl nur bei den stammesgeschichtlich älteren *Orthorrhaphen* vor. „Die Vierzahl herrscht bei den am Ende des Systems stehenden Arten ausnahmslos“ vor.

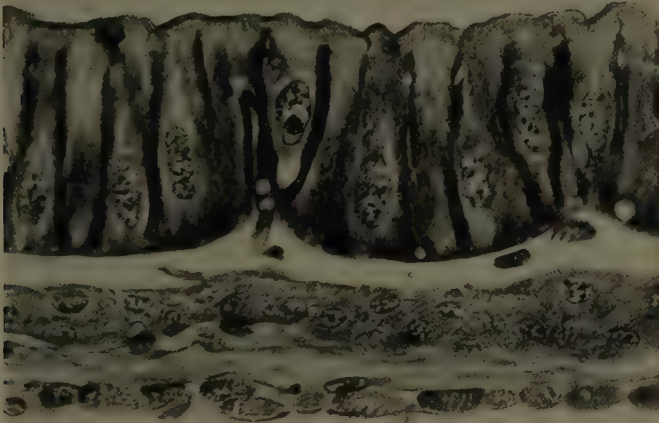


Abb. 20. Rectalpapille von *Vespa vulgaris*. Längsschnitt, Vergr. 500mal, Tracheole endet an einem Kern. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.



Abb. 21. Rectalpapille von *Vespa vulgaris*. Längsschnitt, Vergr. 1000mal, Tracheolenendigung an einem Kern. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

Die Rectalpapillen von *Apis mell.* sind eingehend von PAVLOVSKY und ZARIN (1922) und von TRAPPMANN (1923) untersucht worden mit dem

Ergebnis, daß PAVLOVSKY und ZARIN ihnen hauptsächlich absorbierende Funktion zuschreiben, während ihnen TRAPPMANN sekretorische Funktion zuspricht. Ich habe außer *Apis* noch die S. 466 genannten Arten untersucht, und da sich ein übereinstimmender Befund ergab, gilt die folgende Beschreibung für die untersuchten Arten insgesamt.

Die Rectalpapillen lassen sich äußerlich als sechs meist langgestreckte, gelegentlich annähernd kreisrunde Wülste erkennen, die von der umgebenden Muskulatur in das Kotblasenlumen gepreßt werden. Ein Querschnitt durch das Rectum in Höhe der Rectalpapillen oder ein Schnitt, der die Rectalpapillen median längs trifft, zeigt folgendes Bild: Die Rectalpapille besteht aus einer inneren einschichtigen Wand von hohen Zellen und einer äußeren Wand, die meist aus zwei Reihen niedriger Zellen gebildet wird (Abb. 16, 17, 18, 19). Das Innenepithel nimmt nach CHR. EVENIUS (1933) seinen Ursprung aus den Epithelzellen des Rectums, die in die Länge wachsen. „Die äußere, vom Darmlumen abgekehrte Drüsenwand entsteht aus Zellen, die um den Darm herum in der Leibeshöhle liegen und sich allmählich an den Darm heranlagern.“ Beide Schichten, das Innenepithel und die Außenwand, sind ringsum durch einen Zellverband vereinigt, der als „Randzone“ bezeichnet wird.

An letztere schließt sich ringsum das niedrige stark gefaltete Kotblasenepithel an. Zwischen dem Innenepithel und der Außenwand liegt ein Hohlraum, das „Drüsenlumen“, oder besser gesagt, das Papillenum, welches entweder kreisrund ist oder sich der Länge nach durch die Papille erstreckt. Auf der Außenseite werden die Rectalpapillen von einer Ringmuskelschicht umspannt. Schon bei der Gesamtpräparation des Rectums ist festzustellen, daß die Rectalpapillen auffallend stark mit Tracheen versorgt werden. Die Tracheen durchbrechen das Außenepithel, verzweigen sich im Lumen der Rectalpapillen und senden ihre feinsten Tracheenästchen in das Innenepithel (Abb. 18, 19, 20, 21). Zwischen den hohen Zellen des Innenepithels sind feinste Zwischenräume vorhanden, die TRAPPMANN als „Lacunen“ bezeichnet. Diese Zellzwischenräume laufen aber nicht vom Papillenum bis zu der an der Darminnenseite befindlichen Chitinbegrenzung, sondern sie beginnen etwas oberhalb des Lumenrandes und enden in größerer Entfernung von dem Chitin. Die Zellen des Innenepithels sind also nur ein kurzes Stück, und zwar in Höhe der Kerne voneinander abgegrenzt (Abb. 17, 18, 19). Letztere sind länglich, zeigen ein deutliches Lingerüst mit Chromatinkörnchen und haben einen Nucleolus oder deren mehrere. An den Zellgrenzen liegen deutliche Granulationen. Sonst zeigt das Plasma eine gleichmäßig lockere, schaumige Struktur.

Nach dem Kotblaseninnern zu verschmelzen die Zelleiber; der Umfang dieser Zone ist bei den einzelnen *Apiden* und *Vespiden* verschieden (Abb. 17, 18, 19). Direkt unter der Chitinintima zeigt das Plasma deutlich eine Streifung, die senkrecht zum Kotblasenlumen verläuft (vgl.

insbesondere Abb. 17). Nach dem Darminnern zu ist das Epithel von einer Chitinschicht bedeckt. Am Rande verdickt sich die Intima zu einer Chitinleiste, die als dicker Chitinring rund um die Rectalpapille läuft (Abb. 17, 18).

Auf einem Schnitt, der tangential zu den Rectalpapillen geführt wird, ist der Querschnitt der Zellen zu erkennen (Abb. 22, 23, 24). Sie sind gewöhnlich fünf- oder sechseckig. Noch besser als auf dem Längsschnitt der Zellen lassen sich auf dem Querschnitt die feinsten Zwischenräume zwischen den Zellen, die Lacunen, erkennen, die sich an den Kanten der Zellen zu kleinen Interzellularräumen von Zwickelform erweitern.

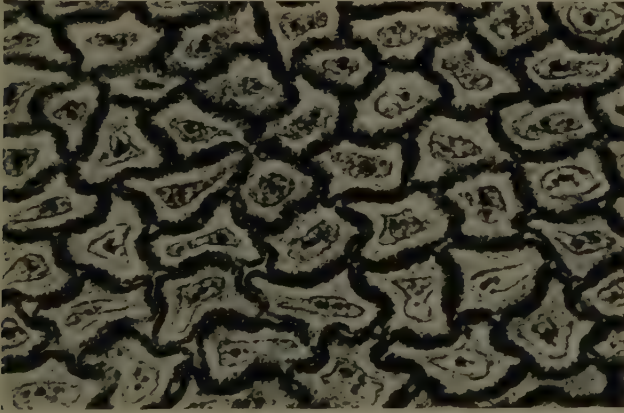


Abb. 22. Rectalpapille von *Vespa crabro*. Tangentialer Schnitt. Zellen des Innenepithels quer geschnitten, Vergr. 500mal. Lacunen. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

Die Tracheen, die die Außenwand durchbrochen haben, verzweigen sich im Papillenhohlraum. Von hier aus senden sie ihre Tracheolen meist direkt in die Zellen des Innenepithels (Abb. 18, 20, 21). Hier können sie sich noch gabeln (Abb. 18) und enden schließlich an den Kernen (Abb. 20, 21) und an der Granulaschicht des Zellrandes. Vielfach verlaufen auch Einschnitte und Gänge des Lumens in das Innenepithel. Durch sie gehen immer Tracheen, die sich dann in die Zellen hinein verzweigen. Auf den tangentialen Schnitten sind diese Gänge als scharf-randige runde Löcher zu sehen. Gleichzeitig beobachtet man die Tracheen, die in diesen Gängen in das Epithel eindringen (Abb. 23, 24). TRAPPMANN bezeichnet auch diese Gänge als Lacunen. Hierbei ist jedoch folgendes zu beachten. Was TRAPPMANN als feinste Lacunen bezeichnet, sind Zwischenräume, die auf eine bestimmte Länge die Zellen trennen und an deren Rand auf der Zellinnenseite Granula liegen. Deutlich davon zu unterscheiden sind jene Zwischenräume, welche die Gänge des Papillenhohlraumes in das Innenepithel darstellen und durch die gleichzeitig Tracheen in das Innenepithel eindringen. Ein genaueres Eingehen

auf die Tracheenversorgung war deshalb notwendig, weil die Arbeit von TRAPPMANN und die von PAVLOVSKY und ZARIN in dieser Frage erheblich voneinander abweichen. Vergleicht man die Zeichnungen von TRAPPMANN und PAVLOVSKY und ZARIN, so stellt man fest, daß das was TRAPPMANN Lacunen nennt, von PAVLOVSKY und ZARIN als Tracheen bezeichnet wird.

Was „Lacunen“ heißen könnte, sind feinste Zwischenräume und Zwickel zwischen den Zellgrenzen, die mit dem Papillenlumen nicht direkt in Verbindung stehen. Die Gänge, die vom Papillenlumen aus in das Innenepithel gehen und durch die immer Tracheen in das Innenepithel eindringen, möchte ich als „Tracheengänge“ bezeichnen. Im Querschnitt erscheinen letztere als größere leere Zwischenräume im Innenepithel, in denen die Trachee als scharfrandiger kleiner Kreis zu erkennen ist (Abb. 24). Wo die Tracheengänge sich schon so verjüngt haben, daß sie vollkommen von einer Trachee ausgefüllt werden, stellen sie sich als scharfumrandeter Kreis dar (Abb. 23). Diese Gänge, die nur vereinzelt vorhanden sind, sind deutlich von den Lacunen zu unterscheiden. TRAPPMANN sagt, daß das Drüsenlumen sich in drei Lacunen verjüngt. Es handelt sich hierbei nach meiner Ansicht um jene Tracheengänge, die aber nicht nur oben und unten im Drüsenlumen vorhanden sind, sondern sich auf der ganzen Länge des Papillenlumens finden. TRAPPMANN zeichnet auch in jeden dieser Gänge Tracheen ein.

Es erhebt sich die Frage, ob sich aus dem histologischen Befund auf eine sekretorische oder eine resorbierende Funktion schließen läßt.

TRAPPMANN (1923) schließt aus seinen histologischen Ergebnissen auf Drüsenfunktion. Dem Außenepithel schreibt er drüsigen Charakter zu. An der Lumenseite sollen die Sekrete als Granulationen zu sehen sein. „Die zum Drüsenlumen senkrecht stehende Plasma-Streifung deutet an, daß die Sekretgranula gelöst und in das Rectaldrüsenlumen abgeführt werden. Vom Innenepithel werden die Sekrete wieder aufgenommen und wahrscheinlich durch die Lacunen der Körnchenzone des Innenepithels zugeleitet. Die Größe und Struktur des Innenepithels lassen ebenfalls eine sekretorische Funktion des Innenepithels als sicher erscheinen. Das von der gesamten Rectaldrüse gebildete Sekret lagert sich schließlich als dichte Ansammlung von Sekretgranula in der Körnchenzone des Innenepithels unter der Intima“ ab. Von hier aus sollen die Sekretgranula in Lösung gehen und durch die Intima in das Rectum diffundieren, worauf die Plasmastreifung unter der Chitintima hindeutet.

Mein histologischer Befund weicht insofern von TRAPPMANN ab, als ich erstens dem Außenepithel keine drüsige Funktion zusprechen kann, da ich niemals Sekretgranula erkennen konnte (Abb. 17, 18, 19).

Das Drüsenlumen war in meinen Schnittpräparaten immer ein Hohlraum, in dem sich niemals die geringsten Spuren eines fixierten Sekretes fanden. Das Lumen ist immer scharfrandig von Außen- und Innenepithel abgegrenzt und läßt im Innern nur Tracheen oder angeschnittene Matrixzellen der Tracheen erkennen. Das Innenepithel zeigt zwar Granulationen, aber nur am Rande der Zellen, soweit diese über-

haupt abgegrenzt sind. Im übrigen weist das Innenepithel ein gleichmäßig schaumig strukturiertes Plasma auf, das sich bis fast unter die Intima erstreckt, wo es eine zum Drüsenlumen senkrecht stehende Streifung annimmt (Abb. 17). Eine Granula- oder Körnchenzone konnte ich bei meinen sämtlichen mit HEIDENHAINs oder DELAFIELDS Hämatoxylin bzw. mit „Azan“ gefärbten Präparaten niemals feststellen. Ich habe von Zeichnungen abgesehen und die Schnittbilder durch Mikrophotographien wiedergegeben, um objektiv darstellen zu können, daß das Plasma der Rectalpapillen keine derartigen Granula enthält. Auch die Zeichnungen von PAVLOVSKY und ZARIN unterscheiden sich von denen TRAPPMANNs durch das Fehlen der Körnchenzone. Dagegen



Abb. 23. Rectalpapille von *Vespa vulgaris*. Zellen des Innenepithels quer geschnitten, Vergr. 500mal. Lacunen, Tracheengänge. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

zeichnen PAVLOVSKY und ZARIN bei überwinternden Bienen dicke Granula ein, die von ihnen als ein morphologischer Beweis für das nach ihrer Annahme hier gebildete Ferment Katalase angesehen werden. Ich konnte bei den von mir untersuchten Winterbienen niemals derartige Granula feststellen. Nach meinen histologischen Feststellungen spricht also nichts für eine sekretorische Funktion.

WIGGLESWORTH (1933) hat es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Rectalpapillen der Wasserresorption dienen. Mit dieser Theorie lassen sich meine Befunde leicht in Einklang bringen. Die Längsstreifung des Plasmas unter der Intima kann ebenso für eine Diffusion der Sekrete in das Kotblasenlumen wie auch für eine resorbierende Tätigkeit in Anspruch genommen werden. Die lockere schaumige Struktur des übrigen Plasmas läßt auf eine wäßrige Beschaffenheit schließen. Dort, wo am Rande der Zellen Granula auftreten (Abb. 22), geschieht meiner Ansicht nach eine Eindickung. Das Plasma gibt hier sein Wasser in die feinsten Lakunen ab. Auf dem Querschnitt ist zu sehen, daß die Lacunen mit den Tracheengängen in Verbindung stehen (Abb. 23), so daß auf diesem Wege

das Wasser in das Lumen gelangen kann. Bei der Annahme einer Wasserresorption ließe sich auch erklären, warum das Papillenlumen im Schnittpräparat stets einen völlig leeren Hohlraum darstellt, in dem keine Spur von fixiertem Sekret festzustellen ist; denn reines Wasser hinterläßt keine fixierbaren Rückstände. Damit wäre auch eine Erklärung für die Bedeutung des Lumens gegeben. Von hier aus könnte das Wasser durch die Außenwand leicht in die Leibeshöhle diffundieren und somit dem Gesamttier erhalten bleiben.

Für die Wahrscheinlichkeit dieser Funktion der Rectalpapillen sprechen weiter folgende Beobachtungen. Das Rectum eben schlüpfender Bienen ist mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt. Untersucht man das Rectum von 5—10 Tage alten Bienen, so stellt der Inhalt einen bräun-



Abb. 24. Rectalpapille von *Vespa vulgaris*. Zellen des Innenepithels quer geschnitten, Vergr. 500mal. Größere Tracheengänge, darin Tracheenästchen als kleine Kreise quer getroffen. Phot. LEITZ, Wetzlar, „Panphot“.

lichen Brei dar, der meistens aus Pollen besteht und nach WIGGLESWORTH (1933) sehr viel Harnstoff enthält. Es steht nun fest, daß derartige junge Bienen den Stock nicht verlassen und in dieser Zeit nicht koten. WIGGLESWORTH (1933) schließt daraus, daß im Rectum — es kommen nach seiner Ansicht hier nur die Rectalpapillen in Frage — Wasser resorbiert wird und daß dieses resorbierte Wasser Harnsalze aus dem Körper entfernt und durch die MALPIGHISCHEN Gefäße in das Rectum spült. Er denkt dabei an einen ähnlichen Vorgang, wie er in der Kloake der Vögel und Reptilien verläuft.

Auf den Rectalpapillen von *Apis mell.* findet sich bei älteren Bienen oft ein Belag, der von TRAPPMANN (1923) als Bakterienbelag angesehen wird. Dieser Belag, den ich bei Bienen und auch bei *Wespen* und *Horissen* fand, färbt sich mit Azan blau und scheint mir schleimig-gallertiger Natur zu sein. Die Entstehung dieses Belages könnte ebenfalls durch die Resorptionstheorie von WIGGLESWORTH erklärt werden. Wie aus der Darstellung von WIGGLESWORTH hervorgeht, herrscht eine Diffusion

oder Strömung nach den Rectalpapillen hin. Wasser wird hier resorbiert und eine dickere, schleimige Masse bleibt auf der Innenseite zurück.

Bei Bienen, denen im Futterteig Eisensalze gereicht wurden, zeigte sich bei Darstellung des Eisens als „Berlinerblau“ auf der Innenseite der Rectalpapillen ein dicker blauer Belag. Ebenso fand ich einen blauen Belag bei Bienen, denen Kongorot im Futterteig gegeben wurde, das sich durch Fixierung mit einem sauren Fixierungsmittel (20 ccm CARNOYs Gemisch mit einem Tropfen konzentrierter Salzsäure) als blauer Niederschlag darstellen ließ. Ferner war der gallertige Belag bei den mit Carmin- und Tuscheteig gefütterten Bienen von Carmin- und Tuschkörnchen durchsetzt. Das könnte alles dafür sprechen, daß eine Diffusion von Wasser durch die Rectalpapillen stattfindet, während andere Stoffe wie Farbkörnchen usw. an der inneren Oberfläche der Rectalpapillen als Belag in der Kotblase zurückbehalten werden.

Zusammenfassung.

Die über *Apis mell.* vorliegenden Untersuchungen wurden zusammenfassend überprüft und durch Heranziehung verschiedener *Apiden* und *Vespiden* ergänzt. An den untersuchten Formen wurde folgendes festgestellt:

1. Der Vorderdarm weist grundsätzlich einen einheitlichen Bau auf, wie er für die Honigbiene bereits bekannt ist. Er ist ein einfaches Rohr, das aus einem gefalteten flachen Epithel mit chitinöser Intima besteht. Außen liegt Längs- und Ringmuskulatur auf. Im Abdomen erweitert er sich zu einem blasenförmigen Kropf.

2. Der Zwischendarm besteht aus Ventilkopf, Ventilhals und Ventilschlauch. Der Ventilkopf stellt eine Einstülpung des Proventriculus in den Kropf dar. Der Ventilhals bildet ein kurzes Verbindungsstück zwischen Kropf und Mitteldarm. Der Ventilschlauch ist eine Einstülpung des Vorderdarms in den Mitteldarm und ist der Valvula cardiaca anderer Insekten homolog. Der Zwischendarm funktioniert als Verschlußapparat zwischen Kropf und Mitteldarm. Der Ventilschlauch führt gleichsam als Trichter den Nahrungsbrei in das Rohr der peritrophischen Hüllschichten des Mitteldarms hinein. Obgleich die untersuchten Tiere sehr verschiedene (soziale, solitäre bzw. parasitische) Lebensweise haben, erscheinen die Unterschiede in der Ausbildung des Zwischendarms nur als geringe Modifikationen eines einheitlichen Bauplanes. Bei der Gattung *Vespa* fällt die relative Länge des Ventilschlauches auf, die hier ein Fünftel bis ein Viertel der Mitteldarmlänge beträgt, während sie bei den *Apiden* nur ein Dreizehntel bis ein Zwölftel der Mitteldarmlänge erreicht.

Eine wesentlichere Abweichung zeigte der zu den Grabwespen gehörige *Philanthus triangulum*, bei dem die Einstülpung des Proventriculus in den Kropf einen geringen Umfang besitzt und die Basalmembran bei der Ausbildung des Ventilschlauches nicht mit in den Mitteldarm eingestülpt ist.

3. Der Mitteldarm stellt ein einfaches Rohr dar, das sich aus einem entodermalen Epithel aufbaut, das nach dem Lumen zu Rhabdorien und peritrophische Hüllschichten bildet. Auf der Außenseite liegt eine Bindegewebsschicht und eine Ring- und Längsmuskelschicht. Die peritrophische Membran entsteht nicht nur im vorderen Abschnitt des Mitteldarmes, sondern auf seiner gesamten Länge. Sie geht aus dem Rhabdorium der Mitteldarmepithelzellen hervor. Die Einzelhüllen bilden sich bei reger Verdauung in rascher Folge. Die peritrophische Membran ist nicht chitinös. Sie besteht vielmehr aus Schleimhüllen, die die Nahrung umgeben und somit einen Schutz der Mitteldarmepithelzellen bilden; ferner saugen sie deren Sekrete auf und verhindern ein zu rasches Abfließen derselben. Zudem ist ihnen noch eine Filtertätigkeit zuzuschreiben.

4. Als wichtigste Art der Sekretion im Mitteldarm erscheint die Bildung der Rhabdorien und der peritrophischen Membran. Weiter wurde merokrine und holokrine Sekretion beobachtet. Beide Sekretionsarten treten gleichzeitig nur bei Arten auf, die Regenerationskrypten besitzen (*Apis*, *Bombus*, *Anthidium*, *Megachile*, *Anthophora*, *Coelioxys*, *Philanthus*, *Osmia*, *Heriades*). Bei Arten, denen die Regenerationskrypten fehlen, gibt es nur merokrine Sekretion (*Vespa*, *Polistes*, *Nomada*).

5. Die Regenerationskrypten dienen hauptsächlich der Epithelregeneration, die weniger durch Zellteilung als durch Heranwachsen vieler kleiner, bereits angelegter Ersatzzellen erfolgt. In den Regenerationskrypten wurde nur in einem Fall und zwar bei einer 2 Tage alten Arbeitsbiene eine Mitose beobachtet. Die Zellen der Krypten bilden ferner Sekrete, die sich interzellulär sammeln.

6. Die MALPIGHISCHEN Gefäße der untersuchten Arten stimmen im Aufbau ihrer Wände weitgehend mit dem Mitteldarm überein und sind als dessen Anhänge zu betrachten. Jedoch wird in ihnen keine peritrophische Membran gebildet.

7. Die bedeutende Länge des Dünndarms und die Struktur seiner Epithelzellen lassen Resorptionsvorgänge vermuten.

8. Im Enddarm war für einige Hymenopteren das Vorkommen der Rectalpapillen bereits bekannt; auch bei *Prosopis*, *Heriades*, *Anthidium*, *Megachile*, *Anthophora*, *Osmia*, *Coelioxys*, *Philanthus*, *Polistes* wurden solche festgestellt. Diese Papillen sind stets Hohlpapillen.

Das Fehlen der Rectalpapillen, das unter den *Apiden* nur bei *Bombus* bekannt war, wurde auch für *Nomada* festgestellt.

Die Histologie der Rectalpapillen und besonders ihre Versorgung mit Tracheen wurde eingehend untersucht. Ihre Histologie spricht gegen eine Drüsenfunktion. Dagegen kann sowohl aus der Histologie als auch aus Fütterungsversuchen mit Farbstoffen auf eine resorptive Funktion (Wasserresorption) im Sinne von WIGGLESWORTH (1933) geschlossen werden.

Literaturverzeichnis.

- Armbruster, L.:** Nahrung, Verdauung und Stoffwechsel der Bienen. E. Mangolds Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaftlichen Nutztiere. Berlin 1930. — **Campbell, F. L.:** The Detection and Estimation of Insect Chitin and the Irrelation of „Chitinization“ to Hardness and Pigmentation of the Cuticula of the American Cockroach, *Periplaneta americana* L. Ann. Entomol. Soc. amer. 22 (1929). — **Chun, C.:** Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 70 (1875). — **Deegener, P.:** Der Darmtraktus und seine Anhänge. Schröders Handbuch der Entomologie, 1928. — **Dehn, M. v.:** Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten. Z. Zellforsch. 19 (1933). — **Eidmann, H.:** Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmotischen Vorgängen. Biol. Zbl. 42 (1922). — **Engel, E. O.:** Das Rectum der Dipteren in morphologischer und histologischer Hinsicht. Z. Zool. 122 (1924). — **Evenius, Chr.:** Über die Entwicklung der Rectaldrüsen von *Vespa vulgaris*. Zool. Jb., Anat. u. Ontog. 56 (1933). — **Evenius, J.:** Beiträge zur Kenntnis des Darmkanals der Honigbiene *Apis mell.* Inaug.-Diss. Münster 1923. — Die Entwicklung des Zwischendarms der Honigbiene. Zool. Anz. 63 (1925). — **Evenius, J. u. Chr.:** Kryptenzellen und Epithelregeneration im Mitteldarm der Honigbiene. Zool. Anz. 62 (1925). — **Frenzel, J.:** Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. mikrosk. Anat. 26 (1885). — **Friese, H.:** Die europäischen Bienen. Berlin u. Leipzig 1922. — **Hunkeler, M.:** Untersuchungen über die Darmbakterienflora der Honigbiene nebst Bemerkungen zur Physiologie des Bienendarms. Inaug.-Diss. Zürich 1925. — **Imms, A. D.:** A General Textbook of Entomologie. London 1925. — **Koch, C.:** Der Nachweis des Chitins in der tierischen Skelettsubstanz. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 25 (1932). — **Kochler, A.:** Über die Einschlüsse der Epithelzellen des Bienendarms und die damit in Beziehung stehenden Probleme der Verdauung. Z. angew. Entomol. 7 (1921). — **Kosmin u. Komarow:** Über das Invertierungsvermögen der Speicheldrüsen und des Mitteldarms von Bienen verschiedenen Alters. Z. vergl. Physiol. 17 (1932). — **Kratky, E.:** Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (*Apis mell.*). Z. Zool. 139 (1931). — **Loele, K.:** Beiträge zur Kenntnis der Histologie und der Funktion des Hymenopterendarms. Z. allg. Physiol. 16 (1914). — **Montalenti, G.:** L'origine e la funzione della membrana peritrofica dell' intestino degli insetti. Boll. Ist. zool. Univ. Roma 8 (1930). — **Pavlovsky und Zarin:** On the Structure of the Alimentary Canal and its Ferments in the Bee (*Apis mellifera* L.). Quart. J. microsc. Sci. 66 (1922). — **Petersen, H.:** Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. V. Die Verdauung der Honigbiene. Pflügers Arch. 145 (1912). — **Rengel, C.:** Über die periodische Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. Z. Zool. 63 (1898). — **Rungius, H.:** Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis*. Z. Zool. 98 (1911). — **Schlüter, C.:** Beiträge zur Physiologie und Morphologie des Verdauungsapparates der Insekten. Z. allg. Physiol. 13 (1912). — **Snodgrass, R. E.:** Anatomy and Physiologie of the Honeybee. New York 1925. — **Stendel, A.:** Absorption und Resorption im Darm von Insekten. Zool. Jb., Allg. Zool. 33 (1913). — **Swingle, M. C.:** The alimentary Tract of the Common Bumblebee. Ohio J. Sci. 27 (1927). — **Tonkov, V.:** Zur mikroskopischen Anatomie der Rectaldrüsen bei den Insekten. Rev. russe d'Entomol. 18 (1923). — Über den Bau der Rectaldrüsen bei den Insekten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 4 (1925). — **Tosi, A.:** Osservazioni sulla valvola del cardiaci in varii generi della famiglia delle *Apidi*. Ric. anat. Labor. Roma 5 (1895/96). — **Trappmann, W.:** Anatomie und Physiologie des Zwischendarms von *Apis mell.* L. Die Bildung der peritrophischen Membran bei *Apis mell.* L. Die Rectaldrüsen von *Apis mell.* L. Die Malpighischen Gefäße von *Apis mell.* L. Arch. Bienenkunde 1923, H. 6. — **White, G. F.:** A Note on the

Muscular Coat of the Ventriculus of the Honeybee *Apis mell.* Proc. entomol. Soc. Washinton 20 (1918). — Wigglesworth, V. B.: The Formation of the Peritrophic Membrane in Insects, with Special Reference to the Larvae of Mosquitos. Quart. J. microsc. Sci. 73 (1930). — On the Function of the so-called „Rectal Glands“ of Insects. Quart. J. microsc. Sci. 75 (1933). — Zander, E.: Der Bau der Biene. Stuttgart 1922.

Erklärung der Abkürzungen in den Abbildungen.

<i>bm.</i>	Basalmembran.	<i>md.</i>	Mitteldarm.
<i>bg.</i>	Bindegewebe.	<i>n.</i>	Nerv.
<i>ep.</i>	Epithel.	<i>p.m.</i>	peritrophische Membran.
<i>a.ep.</i>	äußeres Epithel.	<i>prov.</i>	Proventriculus.
<i>i.ep.</i>	inneres Epithel.	<i>rh.</i>	Rhabdiorium oder Stäbchensaum.
<i>k.ep.</i>	Epithel des Kropfes.	<i>rp.</i>	Rectalpapille.
<i>i.</i>	Intima.	<i>reg.z.</i>	Regenerationszellen.
<i>ingl.</i>	Kropf oder Ingluvies.	<i>rw.</i>	Ringwall.
<i>kb.</i>	Kotballen.	<i>tr.</i>	Trachea.
<i>kr.</i>	Regenerationskrypte.	<i>vac.</i>	Sekretvakuole.
<i>l.m.</i>	Längsmuskel.	<i>v.c.</i>	Valvula cardiaca.
<i>r.m.</i>	Ringmuskel.	<i>vh.</i>	Ventilhals.
<i>tr.m.</i>	Transversalmuskel.	<i>vs.</i>	Ventilschlauch.
<i>a.l.m.</i>	äußerer Längsmuskel.	<i>vk.</i>	Ventilkopf.
<i>i.l.m.</i>	innerer Längsmuskel.		

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.
2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatsbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierter Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.
2. Die Arbeiten müssen *kurz* und in gutem Deutsch geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargestellt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen“, Handbüchern) herzustellen.
3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.
4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.
5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden¹.
6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.
7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.
8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.
9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.
10. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt und geleitet oder wer die Mittel dazu gegeben hat. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

¹ Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Ergebnisse der Biologie

Herausgegeben von

K. v. Frisch-München, R. Goldschmidt-Berlin-Dahlem
W. Ruhland-Leipzig, H. Winterstein-Istanbul

Redigiert von

W. Ruhland-Leipzig

Soeben erschienen:

Zwölfter Band

Mit 135 Abbildungen. III, 573 Seiten. 1935

RM 59.—; gebunden RM 61.60

Diffusion Processes. By Professor Dr. M. H. Jacobs, Philadelphia, Pa. (USA)

Der Stoffwechsel der Protozoen. Von Dr. Th. von Brand, Kopenhagen.

Multiple Allelie und menschliche Erblehre. Von Professor Dr. Günther Just, Greifswald.

Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Dritter Teil.
Von Dr. H. G. du Buy und Dr. E. L. Nuernbergk, Utrecht.

Namen- und Sachverzeichnis. — Inhalt der Bände I—XII.

Vor kurzem erschienen:

Drosophila melanogaster Meig

Eine Einführung in den Bau und die Entwicklung

Von

Eduard H. Strasburger

Kaiser Wilhelm-Institut für Hirnforschung in Berlin-Buch

Mit 71 Abbildungen. IV, 60 Seiten. 1935. RM 6.90

Inhaltsverzeichnis: **Technische Hinweise.** Zucht, Präparation. — **Die Larve.** Das Äußere. Der Verdauungsapparat. Das Tracheensystem. Die Imaginalscheiben. Die Sinnesorgane. Das Nervensystem. — **Die Puppe.** Äußeres von Puppe und Vorpuppe. Die inneren Vorgänge bei der Metamorphose. — **Die Imago.** Das Äußere (Größe und Farbe; Körpergliederung; Extremitäten; Behorftung [Chaetotaxis]). Die Sinnesorgane. Das Nervensystem. Der Verdauungsapparat. Der Geschlechtsapparat. — **Die Embryonalentwicklung.** — Literaturverzeichnis. — Abbildungsanhang.

Der Verfasser entwickelt, gestützt auf 71 bildliche Originaldarstellungen der wichtigsten Entwicklungsstadien von *Drosophila*, in knappen Zügen Bau und Entwicklung dieses wichtigen Tieres der Vererbungsforschung und Cytologie. In Anbetracht der immer inniger werdenden Verflechtung von histologischer Untersuchung und genetischer Analyse bei *Drosophila* gibt er einen kurzen Abriss der Histologie des normalen Tieres. Ebenso dürfte es von Vorteil sein, wenn das Eindringen in die Kenntnis der äußeren Morphologie und der inneren Organologie der verschiedenen Entwicklungsstadien eines so viel gezeuhteten Laboratoriumstieres dem Anfänger etwas erleichtert wird. Es wurden daher neben den histologischen Bildern eine Anzahl Abbildungen von durchsichtigen Totalpräparaten gegeben. Einige Hinweise über die Zucht und das Anfertigen von Präparaten bei *Drosophila* sind der Darstellung vorangestellt. Das Studium der Metamorphose (Puppenentwicklung) von *Drosophila* wird vielleicht später noch an Bedeutung gewinnen. Die Embryonalentwicklung wurde in kurzen Zügen dargestellt. Das Literaturverzeichnis berücksichtigt nur Darstellungen des normalen Tieres.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

*Stämliche in diesem Heft besprochenen oder angezeigten Bücher
sind durch alle deutschen Buchhandlungen zu beziehen.*